VISIT…

LANZAROTE
Caliente.COM

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

МАТЕРИАЛЫ ПО ИСТОРИИ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ СССР



ИЗДАТЕЛЬСТВО
АКАДЕМИИ НАУК СССР


АКАДЕМИЯ
НАУК
СССР

THE USSR ACADEMY OF SCIENCES
THE V. L. KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE

MATERIALS ON THE HISTORY OF THE FLORA AND VEGETATION OF THE USSR

Fasc. III

The Chief Editor Academician V. N. Sukatschev
Editarial Board: V. N. Vassiljev, M. M. Iljin (Associete Editor),
A. N. Kryshtofovich, B. A. Tichomirov. A. J. Tolmatschev and An. A. Fedorov

THE USSR ACADEMY OF SCIENCES PRESS
MOSCOW · 1958 · LENINGRAD

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ ИМЕНИ АКАД. В. Л. КОМАРОВА

МАТЕРИАЛЫ ПО ИСТОРИИ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ СССР

Выпуск III

Главный редактор акад. В. Н. Сукачев

Редакционная коллегия: В. Н. Васильев, М. М. Ильин (зам. гл. ред.), | А. Н. Криштофович |, Б. А. Тихомиров, А. И. Толмачев и Ан. А. Федоров

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА 1958 ЛЕНИНГРАД

Ответственные редакторы:
проф. д-р б. н. В. Н. Васильев и проф. д-р б. н. М. М. Ильин

ПРЕДИСЛОВИЕ

Прошло уже семнадцать лет со времени опубликования первого сборника «Материалов по истории флоры и растительности СССР» и двенадцать лет со времени выхода второго сборника под таким же названием. Труды, опубликованные в этих двух книгах, нашли широкий отклик в среде лиц, заинтересованных в углубленном изучении флоры и растительности как нашей страны, так и сопредельных с нею стран, которое немыслимо без учета данных о ходе развития растительного мира на протяжении более или менее длительного времени. Опыт опубликования обоих указанных сборников можно считать удачным. По существу, давно уже назрела необходимость продолжения начатого хорошего дела. Уже с 1947 г. приступили к подготовке очередного — третьего — выпуска «Материалов по истории флоры и растительности СССР». Однако поступление отдельных трудов, предназначенных к опубликованию в этом выпуске, сильно затянулось, что значительно задержало подготовку его к печати. Сейчас эта работа закончена, и результатом ее является настоящий, третий, выпуск «Материалов».

Содержание выпуска посвящено в основном вопросам, связанным с изучением истории флор азиатской суши, в отдаленном прошлом существовавшей в форме древнего Ангарского материка, а затем принимавшей постепенно очертания, все более близкие к современным. Естественно, что при попытках анализа истории возникновения и развития флор столь обширного пространства мы не можем ограничивать рамки предпринимаемых исследований по формальному признаку связанности объектов изучения только с определенным материком. Это и находит отражение в трудах ряда авторов, рассматривающих вопросы генезиса отдельных флор или групп элементов флор в более широком — общеземном — плане.

Публикуемые в предлагаемом сборнике работы В. Н. Васильева, М. М. Ильина, К. А. Соболевской и А. И. Толмачева посвящены вопросам происхождения и истории целого ряда групп растений, объединяемых или их генетической связью с развитием определенных ландшафтов, или принадлежностью к определенному, ныне существующему флористическому комплексу. В работах И. М. Крашенинникова и Ан. А. Федорова вопросы флорогенеза рассматриваются на основе детального изучения истории развития отдельных родов высших растений, а именно *Artemisia* и *Pyrus*.

Изучение истории развития флор при современном уровне научных знаний не может опираться только на изучение ныне существующих растений, их географического распространения и воссоздаваемых на основе преимущественно сравнительно-морфологических исследований филогенетических связей. Необходимой опорой этого изучения являются также палеоботанические данные, представляющие пусть хотя и фрагментарные,

но единственные прямые свидетельства минувших этапов истории растительного мира Земли. Подведению итогов нашим знаниям по истории флор Евразии в конце мезозоя и в течение третичного периода посвящена публикуемая в сборнике работа А. Н. Криштофовича. Особенное значение для дела познания прошлого флор земного шара приобрели в новейшее время палинологические исследования, значительно расширившие возможности нашего проникновения в это прошлое путем познания таких растительных остатков, которые долгое время находились вне сферы изучаемого. Особенно разительны обнаруженные при помощи спорово-пыльцевого анализа данные, характеризующие флоры палеогенового времени, в составе которых обнаружены многочисленные представители гнетовых, в том числе растения типа вельвичии, опунции и иные кактусовые, а также какие-то растения, пыльца которых пока не поддается систематическому определению. Результатам изучения истории флоры нашей страны палинологическим методом посвящена публикуемая в сборнике работа Е. Д. Заклинской.

Когда работа по подготовке настоящего сборника только еще начиналась, скончался один из трех основателей Комиссии по истории флоры и растительности СССР и активнейших ее членов Ипполит Михайлович Крашенинников. Другой активный участник работ Комиссии — Африкан Николаевич Криштофович — скончался в 1953 г., также не дождавшись завершения начатого Комиссией коллективного труда. Памяти этих двух выдающихся исследователей истории флоры нашей страны Комиссия по истории флоры и растительности СССР и посвящает настоящий — третий — выпуск своих трудов.

А. Н. КРИШТОФОВИЧ

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ФЛОРЫ АНГАРСКОЙ СУШИ

ВВЕДЕНИЕ

Исходя из работ И. Д. Черского (1886) и П. А. Кропоткина (1873), Э. Зюсс (Suess, 1909) назвал «Ангарским материком» сушу северной Азии, образовавшуюся вокруг ее ядра — древнего темени, противопоставляя ее южному материку — Гондване. Теперь концепция Зюсса в этой форме уже неприемлема, так как доказан более молодой геологический возраст горных хребтов, считавшихся этими авторами древнейшими.

Позже А. Грэбо (Grabau, 1928) под именем «Ангариды» выделил только Анабарскую платформу, отделенную от Тобольской, Гобийской и Алданской плит областями древней складчатости на месте палеозойских морей. Всю азиатскую сушу, обособившуюся после отступления пермского моря, он назвал Палеазией, выделяя ее юго-восточное окончание под именем Катазии (Катай — средневековое название Китая).

Однако термин Зюсса, «ангарский», все же удержался и в более широком смысле, именно в применении к палеозойской и мезозойской, точнее каменноугольной, пермской, триасовой и юрской флорам северной Азии, которая называется «ангарской флорой» в противопоставление «гондванской флоре» Индии и южного полушария. По стадии развития «ангарская флора» резко разделяется на тунгусскую и байкальскую, охватывающие время от карбона до конца ранней эпохи мелового периода. Особенно резко противоположности между «гондванской» и «ангарской» флорами сказывались в палеозое, но уже в юрском периоде они стали сглаживаться и новые противоположности между ними стали нарастать вплоть до настоящего времени. С конца мелового периода начинается постепенное формирование «тургайской флоры», отличной уже не только от «гондванской», но и вообще от флоры более южных широт. Поэтому термин «ангарская» к позднейшей флоре надо применять с большой осторожностью, вкладывая в него чисто территориальный смысл и отказываясь от противопоставления ее «гондванской», как какой-то особенной флоре.

В этом смысле я до известной степени и сохраняю термин «ангарский центр», как область формирования позднемеловой и третичной флор на ангарской суше, приблизительно совпадающей с современным распространением сибирской хвойной тайги или сибирского кедра *Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr. Эта флора в своей восточной части является несомненно более древней, чем ее западное продолжение, возникшее вследствие позднейшей экспансии. Эта строго Ангарская область развития растительности противопоставляется на северо-востоке Берингийской, на востоке и юго-востоке — Амурской и на юге — Центральноазиатской, как это показано И. М. Крашенинниковым (1946).

К сожалению, вследствие недостатка палеонтологических материалов ход развития растительности в этой области не может быть восстановлен непосредственно на основании местных данных шаг за шагом, особенно в отношении третичного и четвертичного периодов. Однако этот процесс может быть довольно точно установлен в связи с историей развития позднемеловой и третичной растительности в пограничных районах, где мы имеем больше данных, а также на основании ряда геологических фактов, особенно в связи с несомненной континентализацией внутри материка.

В этой статье выражение «ангарская флора» мною применяется чисто территориально, как флора Ангариды Зюсса или Палеазии Грэбо, тогда как термин «тургайская флора» — к той флоре, которая в виде листопадного растительного покрова сложилась в северной Азии на основе позднемеловой флоры цагаянского времени и, как теперь мною выяснено, на основе древнетретичной флоры Гренландской провинции.

I. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ТУРГАЙСКОЙ ФЛОРЫ

Происхождение тургайской флоры, выводимой мною из позднемеловой и особенно раннетретичной флор, сложившейся на широком просторе Арктики и прилежащих территорий, освещалось мною уже не раз (Криштофович, 1936а, 1955), сопровождаясь новыми доказательствами и поправками. Довольно существенные поправки даются на основе изучения новых материалов и открытия новых данных и в настоящей статье.

Так как тургайская флора существовала довольно долгое время, то она, конечно, не представляет какого-то застывшего целого. Мало того, на всей территории ее распространения она не могла быть однородной. Однако от времени своего установления она носила достаточно определенные флористические и экологические признаки, которые позволяют считать ее чем-то единым как в отношении основных созидателей леса, так и характерных сопутствующих форм. Началом существования того комплекса, который я объединяю под именем тургайской флоры, надо считать олигоценовую эпоху, возможно — конец эоцена. Существование тургайской флоры не закончилось и теперь, в противоположность тому, что случилось, например, с ее предшественницей — гренландской, комплекс которой не сохранился нигде. В настоящее время тургайская флора проявляется в двух формах, из которых первая имеет более архаичный характер и является непосредственным потомком тургайской, сохранившим свои основные компоненты и их значение в экологических условиях, близких к условиям ее существования в третичном периоде. Однако и в этом случае произошло вымирание ряда одних родов и видовая дифференциация других, хотя и в близких формах. В таком составе тургайская флора сохранилась в Китае, Японии (в несколько ином составе — на востоке Северной Америки), в Закавказье, в Приморье и Приамурье, в последнем случае в более обедненном виде. Каштановые и буковые леса Кавказа, однако, несмотря на утрату ряда элементов, в большей мере сохранили основное тургайское ядро, чем Приамурье, где, наоборот, сохранились многие второстепенные формы, исчезнувшие на Кавказе.

Вторая форма представлена листопадной флорой европейской части СССР и Западной Европы. Эту флору я считаю дериватом тургайской, которая в иных климатических условиях существования испытала резкое родовое обеднение и громадную дифференциацию видов, сложившихся на почве тургайской. Наиболее обедненной нам представляется неморальная растительность европейской части СССР (вне Кавказа). В Западной



АФРИКАН НИКОЛАЕВИЧ КРИШТОФОВИЧ.

Европе в состав этой флоры местами широко вошли средиземноморские элементы, хотя горные леса Балканского полуострова и Италии более сохранили черты своего тургайского происхождения. В своей последовательности наиболее стойкими оказались такие тургайские роды, как *Betula, Alnus, Ulmus, Acer, Carpinus, Fagus, Castanea, Platanus*. Типичные для третичной тургайской флоры роды *Ginkgo, Liquidambar, Comptonia, Zelkova* и другие здесь совершенно вымерли.

Развития этих наиболее западных и поздних дериватов тургайской флоры я в данной статье касаться не буду, обращаясь к ним иногда лишь ради проведения некоторых параллелей. Остановлюсь исключительно на вопросе происхождения флоры материка Ангариды или Палеазии, представленной многими разнообразными типами растительности, каждый из которых имеет интересную, но пока, кроме лесной формации, мало освещенную историю. Основная трактовка дается мною на основании реальных палеоботанических данных, все остальные факты привлекаются лишь как второстепенные показатели.

Основными объектами, история которых подлежит объяснению, является зона кедрово-широколиственных лесов Приамурья, зона хвойной тайги, заходящая далеко на север, и, наконец, зона тундры и тесно связанная с нею растительность таежных болот. К югу и западу от лесных зон объектами рассмотрения являются степи, полупустыни и пустыни.

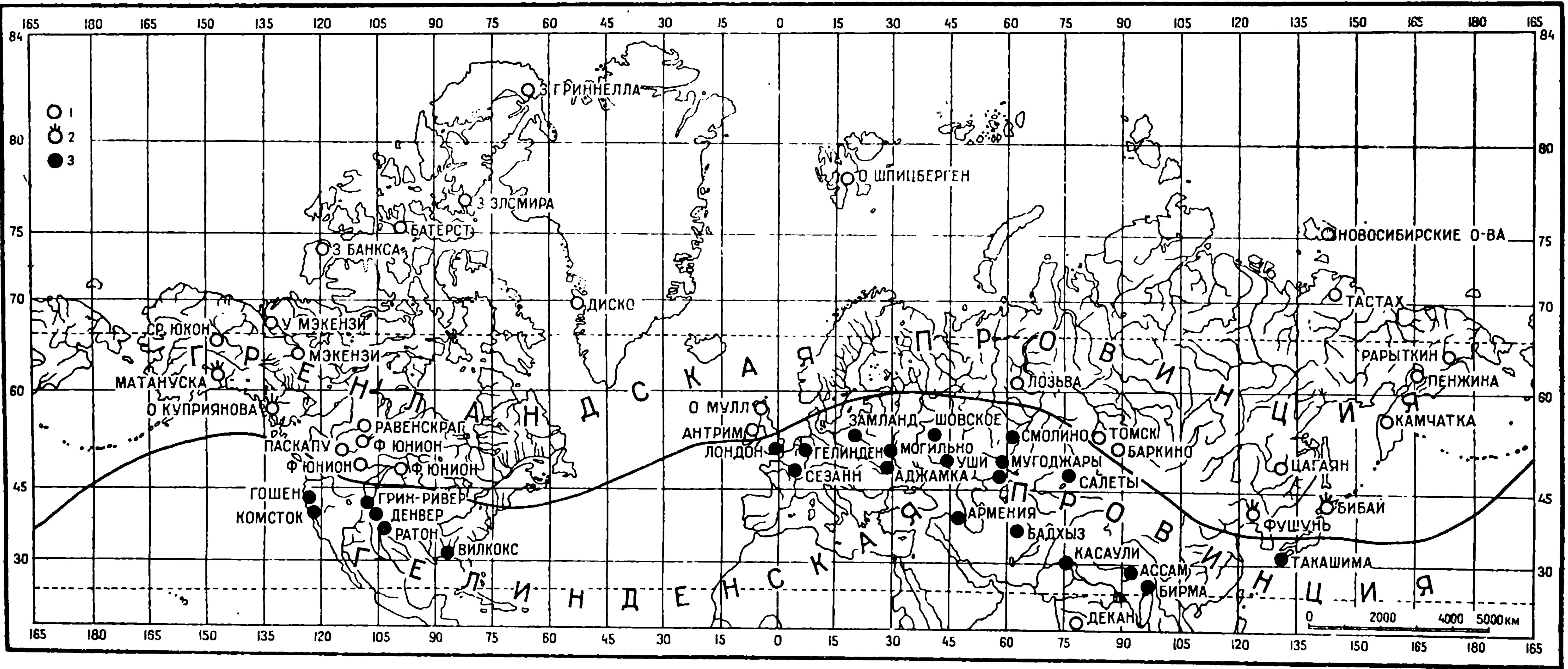
Исходными ископаемыми флорами, которые дают материал для наших выводов, являются позднемеловые флоры Аляски, Анадырского края, Сахалина, бассейнов Колымы и Амура (Hollick, 1930; Криштофович, 1937, 1938), где некоторые флоры имеют очень молодой возраст, являясь предшественницами тургайской через посредство нового вводимого мною звена — гренландской флоры, существовавшей в самом начале третичного периода. Нахождение позднемеловых флор далее к западу (в бассейне Енисея, в Казахстане, на Урале, в Западной Европе, Чехословакии и Германии) указывает на то, что еще задолго до начала третичного периода через всю Евразию проходил пояс широколиственных лесов, хотя и довольно однообразных, но все же с существенными отличиями в каждом районе своего развития (Дальний Восток, Урал—Казахстан, Западная Европа). После мелового периода на территории Евразии, покрытой широколиственными лесами, с обилием троходендронов на востоке и преобладанием платанов на западе и юге, сформировались (как я считал ранее, в условиях зональности) две совершенно различные как флористически, так и экологически фитогеографические области: на севере и востоке — Тургайская, с ее листопадной растительностью, и на юге и западе — Полтавская, с господством вечнозеленых. Новейшая обработка мною материалов по флорам, лежащим на границе мелового и третичного периодов, вероятно палеоценовым и раннеэоценовым, позволяет ввести еще один важный этап в историю развития растительности Евразии (Криштофович, 1955). Выяснилось, что между временем существования типичной позднемеловой флоры (цагаянская и более древняя) и тургайской и полтавской в их типичном составе существовала еще одна своеобразная флора, циркумполярно охватывавшая обширную территорию северного полушария, южные границы которой пока можно наметить только в Мугоджарах и, возможно, в Приамурье. Эту территорию я рассматриваю как единую флористически бореальную область, которую можно разделить на две провинции, принимая оба термина в широком смысле. Растительность этих провинций, не будучи вполне гетерогенной и развиваясь каждая на своей меловой базе, очевидно различной, различа-

лась как флористически, так и экологически (в связи с зональностью). Северная провинция, уже ранее названная мною Гренландской (1936а), при ее очень богатом флористическом составе содержала более умеренные и обычно листопадные элементы, хотя часто и очень теплолюбивые, современные аналоги которых мы находим в Африке. Тон всей растительности здесь придавали *Trochodendroides, Metasequoia, Platanus, Acer arcticum, Pterospermites, Dombeyopsis, Grewiopsis, Cissites, Liquidambar,* причем листья многих из них отличались поразительным гигантизмом, установленным как в СССР, так и в Аляске, на Шпицбергене и в Гренландии. Для этой флоры характерны также *Magnolia, Ginkgo,* а особенно плоды *Nordenskiöldia* — вида пока неразгаданного систематического положения. Однако в этой флоре наряду с указанными родами, занимавшими господствующее положение, несомненно проявились такие скромные типы, которым в этой области принадлежала будущность, как *Juglans, Alnus, Ulmus,* возможно *Populus* и *Quercus.* Может быть в этой флоре еще доживала *Macclintockia.* Если здесь существовал и *Dryophyllum,* он все же не имел большого значения в составе сообществ. Из хвойных большую роль играли *Metasequoia, Taxodium, Glyptostrobus,* существовавшие уже в цагаянской флоре. Характерным папоротником этих лесов была *Onoclea.* В основном же это был троходендроновый лес с участием ряда крупнолистных форм, возможно вымерших родов, указанных выше. Существование пальм на сибирской суше не установлено, но в Аляске они достигали не только 49-й, но и 61-й параллели (Матануска) и росли в составе флоры того же типа, очевидно на южной, более теплой, окраине Гренландской провинции, где проявились и другие элементы, отсутствующие у нас [Шпицберген—Гренландия (Hollick, 1930)].

Связь флоры Гренландской провинции с верхнемеловой остается еще довольно ощутительной, хотя связи с тургайской значительно усиливаются.

До настоящего времени проявления растительности этой области нам известны только в высоких широтах, от Гренландии и Шпицбергена до Камчатки и Аляски. На своей южной окраине, на Амуре, флора Гренландской провинции в это время имела уже значительные отличия, что вероятно связано с явлением зональности (Байковская, 1950). Возможно, в глубине Сибири она была распространена еще далее к югу, судя по находкам в Кузнецком бассейне ее непосредственной предшественницы — флоры типа цагаянской, со столь характерной *Macclintockia.*

Вторая провинция, которую я по классической флоре Гелиндена в Бельгии называю Гелинденской, примыкала к Гренландской с юга, по границе, протягивающейся с запада на восток со значительным уклонением на юг. По находкам типичных растительных остатков мы можем проследить ее от Бельгии, Франции и даже Ирландии и Шотландии до Волги (окрестности г. Камышина) и Мугоджар (см. карту). Весьма возможно, что она продолжалась и далее на юго-восток, если ее флористическому составу и мезофильному облику не ставили пределов засушливые климатические условия внутренней Азии. Можно допустить, что она даже непосредственно сливалась с флорой зоны третичной тропической растительности, так как на западе Европы для нее были характерны пальмы *Nipa* и папоротник мангровых зарослей *Chrysodium,* а на востоке, в Тонкине, ее состав отражался в миоценовой флоре, особенно в отношении рода *Dryophyllum,* возможно близкого к современной *Pasania.* Основным компонентом этой флоры от Атлантического океана до Мугоджар являлся *Dryophyllum,* или каштанодуб, своеобразный род *Dewalquea (Araliaceae).*



Ботанико-географические провинции в начале третичного периода.

1 — флора умеренного типа; 2 — флора умеренного типа с пальмой *Sabal*; 3 — флора тропического типа.

То или иное участие в ней принимали пальмы (*Nipa, Sabal*), лавровые (*Cinnamotomum, Laurus, Litsaea*), *Viburnum* с громадными листьями, многие папоротники тропического облика. Среди хвойных основную роль играли здесь, видимо, араукариевые (*Araucarites, Dammara*), а также кипарисовые типа *Chamaecyparis belgica* Sap. et Mar. Для этой флоры характерно полное отсутствие *Ginkgo, Trochodendroides, Metasequoia*, столь типичных для гренландской флоры. Однако она не была резко оторвана флористически от гренландской, так как такие типы, как *Macclintockia, Grewia, Cissus, Aralia, Dombeyopsis*, и здесь играли довольно видную роль, оправдывая соединение обеих провинций в одну флористическую область и доказывая происхождение древнейшей третичной флоры на основе недостаточно дифференцированной меловой флоры. При всей экзотичности ее состава и в основном вечнозелености и в ней мы имеем проявление некоторых форм, как *Populus*, которые позднее получили такое широкое развитие в тургайской и современной флорах. На границах распространения гренландской и гелинденской флор, повидимому, было смешение их элементов, наподобие того, как теперь наблюдается в Мексике, в районе Тамаулипас под 23° с. ш., где с такими элементами, как *Fagus*, *Carpinus*, *Liquidambar*, *Acer*, *Carya*, произрастают тропические *Eugenia*, *Leucaena*, *Xylosma* и др. (Hernandez и др., 1951; Miranda и др., 1950). О климате этой области можно предполагать, что он был теплым и более или менее влажным, во всяком случае более влажным, но может быть более умеренным, чем климат, наступивший в Европе в эоцене. Повидимому, в отношении влажности он был довольно пестрым, так как палеоценовая растительность этой провинции проявляется то в более ксерофитном, то в более мезофитном виде. Вероятно, в Европе превращение гелинденской флоры в полтавскую было связано с усилением сухости (например, на Украине). К сожалению, западноевропейская палеоценовая флора давно уже не подвергалась ревизии, и часто приходится пользоваться значительно устаревшими данными.

С введением в историю развития флоры Евразии нового звена в виде гренландской и гелинденской флор, характеризующих самые ранние этапы развития флоры третичного периода, история развития тургайской и полтавской флор получает новое освещение, более тесно увязываясь с флорой позднейшего отрезка мелового периода. С другой стороны, это указывает на достаточно автохтонное развитие обеих, без значительной передвижки широтных границ ввиду устойчивости благоприятных условий температуры в северном полушарии до самых высоких широт. К концу существования Гренландской и Гелинденской флористических провинций произошла значительная перегруппировка растительных формаций, изменение удельного веса основных лесообразующих пород и усиленное видообразование. Наряду с этим отмечается вымирание ряда форм — наследия мелового периода, хотя другие его наследники, например *Platanus*, еще продолжают сохранять свое значение. В результате этих процессов на севере и северо-востоке на основе флоры Гренландской провинции сформировалась Тургайская, а на юге и юго-западе на основе флоры Гелинденской провинции — Полтавская фитогеографическая область.

Пока нельзя еще утверждать, что время существования этих провинций и областей везде совершенно совпадало, что новые области вполне точно заняли территории, ранее принадлежавшие Гренландской и Гелинденской провинциям. Во-первых, у нас в этом отношении еще недостаточно данных, во-вторых, совершенно невозможно на такой громадной территории втискивать этот процесс в узкие рамки границ геологических

подразделений ввиду местных различий в условиях климата и рельефа. Гелинденская флора может соответствовать не только времени существования гренландской, но захватывать отрезок времени развития цагаянской флоры. Весьма вероятно, что широколиственная тургайская флора могла уже не занимать всей территории Гренландской провинции, хотя проявления третичной флоры в Исландии и выше базальтов Гренландии еще можно увязать с нею.

Процесс переформирования гелинденской флоры в полтавскую в Европе был несомненно связан с установлением здесь широкой зоны с аридным климатом. Достигнув в конце эоцена и начале олигоцена своего распада, полтавская флора в Европе уже с середины олигоцена стала быстро сменяться тургайской и закончила этот процесс к его концу. Вместе с этим полтавская флора как флористический комплекс здесь исчезла совершенно, хотя ее элементы и вошли в значительном количестве в состав средиземноморской флоры, флоры Кавказа и флоры аридных областей Азии, а в южной Азии она, возможно, слилась с палеотропической флорой. В настоящее время нигде не сохранилось хотя бы обедненных растительных формаций, которые мы могли флористически увязывать непосредственно с полтавской флорой, как это можно сделать в отношении тургайской.

Вследствие ряда причин судьбы палеогеновой флоры, соответствующей полтавской, на востоке нам пока очень неясны, если даже туда и доходила эта зона в том же флористическом составе и со всеми своими экологическими особенностями. Всего вероятнее, что на влажном побережье Тихого океана с выпадением засушливой зоны контраст между тургайской и полтавской флорами был не так велик и смена их проходила постепенно, путем смешения элементов тех и других. Поэтому многие вечнозеленые формы, например *Lauraceae*, пальмы, такие роды, как *Hovenia*, сохранились в муссонном климате Китая и южной Японии, хотя в условиях горного рельефа страны далеко на юг проникли и компоненты гренландской и тургайской флор, например *Metasequoia* — до Сычуаня и Хубэя. В Европе явления аридизации и затем оледенения, даже с меньшим абсолютным похолоданием, резче отозвались на судьбах лесной третичной флоры, чем на Дальнем Востоке. Даже амурская и уссурийская флоры, существующие при зимних минимумах ниже —40°, в отношении древесных форм гораздо богаче и архаичнее европейской, за исключением Средиземноморья, где сохранились полтавские типы. Крайние на востоке нашей территории этапы полтавской флоры, приуроченные к позднему эоцену и раннему олигоцену, мы находим в Туркмении в Бадхызе (Василевская, 1949) и в Казахстане (Корнилова и Лавров, 1949).

Процесс смены полтавской флоры тургайской происходил в связи с сокращением ширины теплой зоны в северном полушарии и началом проявления более резкой зональности. С середины и особенно с конца олигоцена в Европе все бóльшую роль начинают играть как господствующие элементы тургайской флоры, например на Рейне, во флоре Альтенрада и Крейцау (Weyland, 1934), роды *Populus*, *Juglans*, *Carya*, *Ulmus*, *Zelkova*.

Этот процесс здесь совершенно невозможно связывать с дифференциацией верхнемелового или раннетретичного растительного покрова Европы. Он шел независимо, хотя возможно, что в горных условиях здесь уже могли существовать некоторые элементы, которые с изменением условий, выходя на равнины, получали более широкое развитие. Скорее и здесь нужно себе представить смещение на юг зоны умеренной растительности,

уже сформировавшейся севернее. Этот процесс особенно легко мог осуществляться в Ирландии и Шотландии, хотя, к сожалению, в Англии нам пока совершенно еще неизвестны проявления миоценовой флоры, столь многочисленные восточнее — в Германии, Австрии, Чехословакии, Венгрии, Польше и на Украине. Процесс образования растительности Тургайской области с гораздо большей последовательностью освещается данными, известными для востока. Флора Гренландской провинции, хотя в основном и очень теплолюбивая, уже в изобилии несла элементы широколиственной растительности, столь типичные для тургайской флоры, хотя ее господствующей лесной породой и оставался *Trochodendroides*, который уже не перешел в эту флору. Сложившись в основном в более северных широтах, так как, например, уже на Амуре [флора Райчихи (Байковская, 1950; Криштофович, 1952а)] в это время флора имела более южный и сухолюбивый оттенок, тургайская флора очень быстро распространилась на всю Голарктику (Аляска, Сахалин, Камчатка, Япония, советское Приморье, Маньчжурия, Сибирь и Казахстан) и через территорию осушившегося олигоценового моря проникла за Урал, в Европу. Проявление характерной флоры этого типа мы наблюдаем на Байкале, у Томска, в Казахстане у оз. Зайсан в местонахождении Ашутас, на Алтае и, наконец, в Башкирии и вдоль Урала. На Украине полтавская флора удерживается дольше, но первые элементы тургайской проявляются уже в аквитанской флоре Змиева (Коваль, 1935) и у Шестеринец (Пименова, 1939), а в конце миоцена она вполне овладевает всей территорией от Северного Кавказа (например, окрестности Армавира) через Приазовье (Крынка, Амвросиевка, Орехов) до Молдавии (Наславцы), Болгарии, Карпат и Западной Европы (Италия, Франция, Испания). Но в Западной Европе, как и в Закавказье (например, в Грузии), благодаря большей мягкости климата элементы полтавской флоры сохранились дольше, даже вплоть до настоящего времени.

Этот динамический процесс, связанный только частично с автохтонным развитием некоторых представителей, я предпочитаю называть экспансией, а не миграцией, понимая под последней более быстрое и независимое переселение отдельных видов (например, водных растений). Никто не станет отрицать, что территории, вышедшие из-под уровня моря или получившие иной климат, не могут в отношении растительности заполняться автохтонно, а будут населены пришельцами — формациями, распространенными на их окраинах; причем во многих случаях или даже обычно эти формации будут надвигаться сплошным фронтом, как, например, на территории, освободившиеся в четвертичном периоде от ледников. Однако, как я указал в другом месте (Криштофович, 1946б), известная и часто очень большая роль в этом случае принадлежит и тем интразональным элементам, которые при изменившихся условиях получают возможность расширения своего значения. Эрозиофилы и вообще ксерофиты расширяют свою территорию в случае аридизации, в случае же увлажнения климата на плакорные пространства выходят растения долин или горные элементы. Подробности этого процесса освещены мною более подробно в данной работе.

Новые работы, например Б. Стефанова и Д. Йорданова (1935), В. Шафера (Szafer, 1946, 1947), а также Медлера (Mädler, 1939), показывают, что и плиоценовая флора Европы была хотя и более обедненным, но все же пока прямым наследием той же тургайской флоры, что было уже отмечено К. и Э. Рид (Reid, 1915) в отношении флоры германоголландской границы. При изучении плиоценовой флоры Франкфурта-на-

Майне, Польши и Голландии было обнаружено много травянистых элементов, которые не только дают нам первое представление о травяном покрове того времени, но и показывают его тесную связь с общим флористическим составом тургайской флоры; причем ряд травянистых элементов даже в видовом отношении близок к современным. Не только с мэотического века, но уже со среднего сармата (Воронова, 1951; Якубовская, 1950) в западном Причерноморье (в районе Одессы, в Молдавии) произошло образование травяных равнин, еще ранее возникших в сердце Азии — Монголии, Северном Китае и Средней Азии. Это подтверждается как прямыми палеоботаническими находками и соображениями палеозоологического порядка (развитие богатой фауны жвачных животных), так и геологическими и ботанико-географическими данными.

Процесс смены последовательных флор и развития новых растительных формаций проходил под воздействием многих физико-географических факторов геологического и климатического порядка и в общем состоял из наступления более мезофитных формаций с севера при увлажнении и более ксерофитных с юга при аридизации, — в обоих случаях с развитием некоторых автохтонных элементов и дифференциацией компонентов флоры.

Осветив этот процесс на основании новейших данных для всей Евразии, мы вновь вернемся в восточную Азию, чтобы характеризовать последовательную смену растительности, которая закончилась установлением там тех типов растительности и той флоры, которые теперь существуют на Ангарской суше.

II. СТАДИИ РАЗВИТИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

Нижнемеловая флора. Нижнемеловая флора является последней из флор на Дальнем Востоке и в Азии, почти совершенно не связанных с современной флорой, но тем не менее именно она, как конечная стадия мезофита, заслуживает внимания. Эта флора представлена в ряде местонахождений, особенно вдоль берегов Тихого океана, в бассейне р. Колымы и особенно в Приморье, в отложениях никанской свиты, а также в Корее, Китае и Японии (в свите Риосеки). Далее на запад мы находим ее проявления только вдоль восточного склона Урала. По своему флористическому составу она резко отличается от всех позднейших флор, заканчивая полихронную мезозойскую флору. Значительное развитие папоротников, саговников, гинкговых и хвойных, не укладывающихся по большей части в границы современных родов, не позволяет видеть в ней непосредственный источник какой-либо флоры Ангариды или других стран. В лучшем случае местами, большей частью на юге, от нее сохранились лишь единичные реликты — папоротники (*Matonia*, *Gleichenia*) и *Ginkgo*. Сравнение с ней допустимо только в самом общем смысле в отношении классов, являющихся общими для нее и современных флор. Среди папоротников сем. *Osmundaceae*, а из голосеменных сем. *Ginkgoaceae*, конечно, являются исходными, но связи между их древнейшими представителями и малочисленными современными потомками еще крайне отдаленны. Хвойные *Cyparissidium*, *Cephalotaxopsis*, *Nageiopsis*, *Elatocladus* не позволяют уловить близких связей с современными представителями. Но именно в нижнемеловой флоре Дальнего Востока мы обнаруживаем древнейшие в мире покрытосеменные растения — *Aralia*, *Cissites* и *Pandanophyllum* (Приморье, Колыма). Эти формы являются вообще первичными и не имеют непосредственной связи с какой-либо определенной фло-

рой из позднейших. Район массового возникновения двудольных из этих первичных форм нам пока совершенно неизвестен, так как далее как на Дальнем Востоке, так и повсюду на земном шаре мы наблюдаем уже широкое развитие покрытосеменных, почти полностью вытесняющих все типы мезофита, кроме папоротников.

Ранняя верхнемеловая флора. Повидимому, между временем широкого развития нижнемеловой и верхнемеловой флор существует некоторый пробел (приходящийся на аптский и альбский века), ознаменованный в восточной Азии значительной морской трансгрессией, после отступления морей которой, начиная с ценомана, во флоре уже господствуют покрытосеменные. Эти флоры обильно представлены в Анадырском крае, на Колыме, на Сахалине, реже в Приморье и Корее и затем проявляются уже на Енисее и ближе к Уралу, в Казахстане, характеризуя время от ценомана или даже от альба до сенона. Некоторую роль, местами довольно видную, еще играют папоротники и хвойные, тогда как беннеттиты и гинкговые если и сохранились, то совершенно утратили свое разнообразие и значение. Они представлены немногими видами, хотя каждый из них иногда и играет значительную роль в растительном покрове страны, как, например, *Nilssonia*, *Ginkgo*.

Папоротники этого времени вовсе утрачивают свои древние мезозойские типы и хотя уже увязываются с современными, но преимущественно не с папоротниками Ангариды. *Dipteridaceae* уже вовсе отсутствуют. Сем. *Gleicheniaceae*, очень обильное в меловых отложениях Сахалина, в настоящее время развито только в Японии, Китае и южнее. Лишь представителей рода *Cladophlebis*, еще юрско-нижнемелового происхождения, мы можем рассматривать как предков *Osmunda*, которые и теперь играют значительную роль в растительном покрове лесов Сахалина, Приморья, Японии и Китая, тогда как большинство остальных папоротников этого времени обычно более или менее чужды современной флоре, являющейся продуктом позднейшего развития. В отношении хвойных разрыв между современными и верхнемеловыми видами также еще велик: *Protophyllocladus* и *Dammara* флористически связывают эту растительность скорее с тропиками и южным полушарием. Проявление *Sequoia* еще не вполне типично (*S. Reichenbachii* Heer и др.). Возможно появление настоящих туй, тогда как сосны и ели остаются еще невыраженными. Довольно обильная по родовому составу флора двудольных также носит еще архаичный оттенок, содержа роды частью вымершие, частью чуждые флоре Ангариды (*Credneria, Protophyllum, Platanus*) или же связывающие эту флору только общими чертами с растениями дальнейшей и современной стадии ее развития. Таковы *Aralia*, многочисленные *Viburnum, Trochodendroides, Liriodendropsis*. Явные признаки существования дубов, грабов, каштанов, ильмов, буков отсутствуют или довольно сомнительны (*Fagus* Анадыря). Надо отметить, что и далее на север и запад, до Гренландии и Урала, эта меловая флора обнаруживает также мало непосредственных связей с современной флорой как растительности Ангариды, так и близлежащих территорий [может быть, за некоторыми исключениями в виде форм, теперь скорее являющихся реликтами (*Cercidiphyllum*)].

Поздняя верхнемеловая флора. Эта флора является первой, которая дает непосредственно уже обильный материал для современной флоры Ангариды, хотя в дальнейшем и значительно переработанный. Как и предыдущая, она в то же время является лишь частью однообразной флоры, охватывавшей как северную Азию, так и Северную Америку, давая элементы для лесной растительности этих стран, позднее значитель-

но разошедшихся во флористическом отношении. У нас эта флора обильно представлена начиная от бассейна Анадыря до Приамурья и особенно в отложениях цагаянской свиты, соответствующей датскому ярусу. Папоротники в ней уже не играют столь существенной роли, как ранее, хотя их представители уже входят в состав позднейших флор, в том числе и современной, отчасти Ангариды, отчасти соседних стран. Таковы *Onoclea*, растущая и сейчас в Уссурийском крае, *Woodwardia*, оставшаяся только в Японии и южнее, а также в Америке. Остальные папоротники мало характерны (*Aneimia*). *Ginkgo* цагаянского времени можно рассматривать как несомненную предшественницу *Ginkgo biloba*.

Цагаянские хвойные гораздо более отражены в современной флоре. Роды *Sequoia* и *Taxodium*, игравшие видную роль в цагаянской растительности, в Азии теперь не живут, но недавно в Китае найден род *Metasequoia* (Merrill, 1948; Florin, 1952), известный раньше лишь в ископаемом состоянии в третичных отложениях (Miki, 1937). Другой близкий род *Glyptostrobus* также до сих пор сохранился в Китае, не играя, однако, большой роли в естественных лесных формациях. Установлено развитие родов *Pinus* и *Pseudolarix*. Сосна найдена во флоре Цагаяна в фор[redacted]ечатков крылатых семян и хвой до 15 см длины, в пучках по 5 ш[redacted] шишек сосны до сих пор не найдено вовсе. *Pseudolarix* в виде хара[redacted]ных семенных чешуй найдена только на далеком северо-востоке, а также в верхнем олигоцене Ашутаса; в настоящее время сохранилась только в Китае.

Некоторые остатки (*Taxites Olrikii* Heer) позволяют видеть здесь предшественников рода *Taxus*, и теперь широко распространенного по восточной окраине Азиатского материка.

Остатки *Libocedrus catenulata* (Bell.) говорят о предках современного *Libocedrus* олиготипного рода, развитого от Китая и Японии до Калифорнии, Новой Гвинеи, Новой Зеландии, Чили и Новой Каледонии. Возможно присутствие *Cunninghamia* (теперь только Китай); вполне достоверно наличие рода *Thuja*, хотя и растущей в настоящее время в Китае и Японии, но вымершей на нашем Дальнем Востоке.

Вообще же многие самые поздние меловые хвойные еще сохраняют свои древние связи, являясь скорее могиканами мезозойского мира, чем родоначальниками наших форм. Еще в цагаянской флоре на Амуре существовал *Drepanolepis* с очень примитивной, юрской по типу, формой шишки.

Что касается двудольных растений, то хотя среди них уже и проявляется цикл родов, типичных и теперь для Ангариды и особенно для ее восточных окраин и являющихся предками современных форм, однако надо подчеркнуть, что позднемеловые лесные формации по своему составу не имели еще ничего общего даже с наиболее типичными современными реликтовыми формациями восточной окраины Азии. Здесь несомненно основная роль принадлежала лесным формациям, составленным из представителей *Trochodendraceae* (*Trochodendroides, Tetracentron*). Их представители (*Cercidiphyllum, Trochodendron* и *Tetracentron*) сохранились опять-таки по юго-восточной окраине Ангариды (в Японии, континентальном Китае) и до о. Тайвань, составляя скорее лишь ингредиенты смешанного леса. Из них лишь *Cercidiphyllum*, возможно, как род, в мелу еще не существовавший, теперь доходит до холодного Хоккайдо. Другой тип лесной растительности в связи с местными условиями был связан с массовым развитием платанов, которые проявляются уже во флорах более древних, чем цагаянская. Наиболее близким из них к платанам Старого и Нового

Света является *Platanus aceroides* Goepp. Кроме того, с достаточной уверенностью можно отметить появление на Амуре родов *Colutea, Zizyphus, Paliurus, Acer, Celastrus, Cissus, Tilia, Actinidia, Grewiopsis, Pterospermites, Magnolia* и *Viburnum*, некоторые типы близки уже к *Quercus* и, возможно, к *Myristica*. В бассейнах рр. Анадыря и Колымы, кроме того, найдены *Negundo, Menispermites* и, вероятно, древнейший бук [*Fagus* (Криштофович, 1938)]. Определен также *Ficus*, но без большой уверенности. Однако все эти роды существовали скорее как второстепенные ингредиенты лиственного леса, в котором преобладали или *Trochodendraceae*, или *Platanaceae*. Из этих родов в пределах нашего Дальнего Востока и до сих пор удержались *Acer, Celastrus, Tilia, Actinidia, Menispermum, Viburnum*, играющие часто значительную роль в составе лесов по Уссури и Амуру, не говоря уже о лесах Японии и Китая. Из них липа в островном обитании встречается у Красноярска и в Кузнецком Алатау, а *Menispermum* доходит с востока до Иркутска и встречается еще на Енисее. Лишь *Viburnum* проходит на запад через всю Сибирь, но скорее как новейший тип. Прочие роды распространены только на восточной окраине Азии (не учитывая Европы). Это *Celastrus, Acer, Zizyphus, Paliurus* и *Magnolia*, доходящая до Курильских островов, а *Liriodendron* сохранился в Северной Америке и Китае, *Negundo* — только в Северной Америке.

Некоторые ископаемые формы трудно поддаются определению и скорее соответствуют родам, обитающим теперь в более южных зонах. Позднейшая меловая флора Ангариды — цагаянская — является вымершей, и от нее сохранились только некоторые дериваты, имеющие подчиненное значение.

Древнейшая третичная флора. Древнейшей третичной флорой Ангариды является флора Райчихи в среднем течении р. Амура. Она уже почти лишена элементов *Trochodendraceae*, утерявших свое лесообразующее значение. Зато род *Zizyphus* развился здесь с особой энергией, причем вся растительность получает несколько более ксероморфный оттенок, имея в своем составе много форм, отличающихся узкими и мелкими листьями. В составе лесной формации, по определениям Т. Н. Байковской (1950) и моим (1952а), наиболее были выражены *Myrica rigida* Lesq., *M. speciosa* Ung., *Populus balsamoides* Goepp., *Juglans* sp., виды *Salix, Quercus amurensis* Krysht., *Ficus* cf. *ratonensis* Kn., *Lindera vetusta* Lesq., *Cercidiphyllum ellipticum* Newb., *Platanus* sp., *Robinia amurensis* Baik., *Cotynus elliptica* Baik., *Heterocalyx Saportana* Berry, *Acer* sp., *Zizyphus matutina* Krysht., *Z. tiliaefolia* Ung., *Z. minuta* Krysht., *Hovenia Thunbergii* Nath., *Actinidia Nathorstii* Baik., *Ailanthus Confucii* Ung.

Возможно, несколько другую стадию развития этой флоры мы находим в Горящих горах на Амуре — с *Populus, Salix, Betula* cf. *Iddingsii* Kn., *Ulmus* cf. *speciosa* Newb., *Zelkova Ungeri* (Kov.) Ett., *Acer amurensis* Pojark., при полном отсутствии *Trochodendroides* (Пояркова, 1939). В Райчихе из папоротников Т. Н. Байковская отмечает *Asplenium coloradense* Kn., *Aneimia amurensis* Krysht., *Salvinia praeauriculata* Berry, а из водяных трав — *Potamogeton* sp., *Nelumbo protolutea* Berry и *Ceratophyllum incertum* Berry.

Эта флора имеет уже гораздо больше элементов, непосредственно сближающих ее с позднейшими третичными и современной флорой Ангариды. Однако состав ее очень своеобразен, что свидетельствует о некоторой особенности развития, особой фазе, лежащей между типичной троходендроновой цагаянской флорой и позднейшей — тургайской, так моно-

онно развитой от Аляски до Урала. В этой флоре характерна примесь более теплолюбивых и несколько ксерофильных форм, не найденных нигде более в Ангариде в тургайской флоре. Для флоры Райчихи, которую можно считать палеоценовой, крайне характерен обрыв проявления *Taxodium* и *Sequoia* и вообще хвойных, ранее и позже игравших такую видную роль в растительности этого края.

Следы одновозрастной или скорее несколько более молодой флоры проявляются и на Сахалине в отложениях конгломератной толщи, разделяющей меловые и нижнедуйские отложения (Криштофович, 1936б). Кроме хорошо представленных в этих отложениях (в отличие от Райчихи) хвойных *Taxodium* и *Sequoia*, здесь появляются уже многие представители сережкоцветных, к которым переходит роль созидателей лиственного леса средних широт Ангариды. Здесь представлены *Populus, Juglans, Alnus, Betula, Corylus, Castanea* — роды, и теперь (кроме *Castanea*) развитые в Приамурье, а частью и далее на запад. Присутствует также виноград (*Vitis*), до сих пор составляющий характерный элемент уссурийских лесов. Наряду с ним сохраняются *Platanus, Magnolia* и *Alangium tiliaefolium* (A. Br.) Krysht., из которых первый почему-то вовсе исчез из восточной Азии, а два последних сохранились в крайних восточных районах, причем *Alangium*, будучи широко распространен в Китае, доходит на р. Тумыньцзян до нашей границы с Кореей. Из папоротников здесь значительную роль играет *Osmunda*, а среди трав, видимо сырых мест, находится *Zingiberites sachalinensis* Krysht., возможно близкий к роду *Canna*, растущему в Америке и биологически замененному теперь на Сахалине *Lysichiton*.

Повидимому, среди этой флоры был представлен уже граб и дуб, а бобовые — родом *Sophora*. Хотя эта флора не была богата видами, она в основном хорошо соответствует флоре современной зоны лиственных лесов Японии и обедненных лесов Приамурья. Несомненно, что *Phellodendron, Acanthopanax* и другие более «экзотические» элементы флоры лесов восточной Азии уже существовали в это время (или даже ранее). Указанные формы в видовом отношении хотя и не тождественны с современными видами, но довольно им близки, что с еще большей отчетливостью проявляется в следующей фазе развития — олигоценово-миоценовой флоре Дальнего Востока. Климат раннего палеогена продолжал оставаться на окраине материка умеренным и влажным, муссонного типа, немного более теплым, чем современный, и более сухим (и более теплым) на Амуре, чем на берегах Тихого океана.

Более засушливый климат к западу от Амура к Монголии стал намечаться уже с мелового периода, о чем свидетельствует внезапное исчезновение *Taxodium* и *Sequoia* во флоре Райчихи, а также несколько ксероморфный и более теплолюбивый характер ее растений. О сухости климата далее в глубь Азии говорит и полное отсутствие залежей третичных углей в Монголии, а равно остатков растений в ее эоценовых отложениях.

О л и г о ц е н о в а я и р а н н е м и о ц е н о в а я ф л о р а. Эта флора, которую я называю тургайской в тесном смысле слова, является наиболее распространенной в восточной Азии (и в Казахстане), дающей наиболее богатый комплекс как основных лесообразующих пород, так и второстепенных элементов флоры лесов листопадного типа. Времени ее развития соответствует также усиленное углеобразование вдоль берегов Тихого океана, и отчасти в Казахстане, хотя в глубь материка оно проявилось слабее (Криштофович, 1952б).

Эти флоры были развиты от Камчатки (с бухтой Корфа) (Криштофович, 1934), Охотского побережья (Эльген) и Сахалина до южной границы Приморья и Кореи. Далее к западу они проявляются единично в Монголии у г. Калгана (Хан-Джопа), у оз. Байкал и далее вновь широко развиты от Томска до Урала и на юг в Казахстане до о. Зайсан. Эта растительность везде представлена лесными листопадными формами с чрезвычайно редким, даже сомнительным проявлением вечнозеленых форм, наблюдающихся более ясно только южнее, в Корее, в Северном Китае (южная Маньчжурия — Фушунь), где появляется даже пальма *Sabal* (Endo, 1934). Именно эта флора от Аляски на востоке, до Урала и Зайсана — на западе наиболее однообразна, являясь типичным представителем того, что я называю тургайской флорой. Однако при тщательном анализе и в ней уже можно подметить некоторые внутренние отличия, еще недостаточно изученные, например, несколько бо́льшую ксероморфность флоры Приморья и Кореи.

Хвойный элемент растительности этого времени еще имеет состав, заложенный в самом позднем меловом времени в цагаянской флоре из *Taxodium*, *Sequoia* и *Glyptostrobus*. Но здесь уже совершенно определенно наблюдается проявление сосен и елей. Из Амагу М. О. Борсук определила 4—5 видов *Pinus* (коллекция). Пыльцевые исследования еще больше расширяют их состав, отмечая присутствие *Abies*, *Tsuga*, *Keteleeria* (Саяны по р. Тиссе) и др. Широко распространены были в это время и туи (*Thuites*). В высоких широтах и на горных хребтах эти хвойные могли преобладать, но сами условия распространения затрудняют нахождение в осадках их вегетативных остатков. Здесь еще остается *Ginkgo*, но роль его значительно убывает, возможно несколько менее на Сахалине.

Лиственные леса этого времени в основном принимают современный родовой состав лесов умеренного пояса восточной Азии (включая Китай и Японию) и состоят из буков, каштанов, дубов, орехов, грабов, берез, ольхи, ильмов, орешника и кленов. Кроме того, тут заметно проявляются тополи, *Zelkova*, *Cornus*, *Tilia*, *Prunus*, *Crataegus*, а также некоторые другие роды современного лиственного леса. Местами значительно выступает род *Pterocarya*, а в качестве характерных форм — *Liquidambar* и мелкий кустарник *Comptonia*, а также *Alangium*. Из водных растений типичными для этой стадии являются *Salvinia, Nelumbo*, широко распространенный *Querexia angulata* (Newb.) Krysht. [=*Trapa* (?) *microphylla* Lesq. (Криштофович, 1953)], а из папоротников подлеска *Osmunda* и *Onoclea*.

Рассматривая состав этого леса в целом, видим, что он соответствует современным лесам средней Японии, но обогащенным некоторыми элементами, которые теперь в Азии или вымерли совершенно (*Taxodium*, *Sequoia*), или же сохранились только местами в Китае (*Liquidambar*, *Glyptostrobus*, *Metasequoia*). Лиственные леса Приамурья представляются гораздо более бедными, так как они лишены бука, каштана, *Zelkova* и ряда других форм. Несмотря на довольно богатый состав флоры тургайского леса и присутствие в нем ряда вымерших родов, он все же является более бедным, чем состав лесов современной Японии, а тем более Китая. Для Японии установлено, что ее современное богатство связано с миграцией форм, развившихся из основного комплекса южнее и позже проникших в страну в связи с наступившим потеплением (Miki, 1941), о чем свидетельствует, например, четвертичная флора Шиобара (Koidzumi, 1940). Источником этого потока могла быть скорее флора южной Кореи и Китая,

имевшая в олигоцене и начале миоцена более богатый состав, чем флора Камчатки, Сахалина, Приморья и средней и северной Японии.

Подходя к вопросу с точки зрения систематического состава третичных лесов Приморья, мы видим, что они образованы видами, близко родственными современным; особенно это касается второстепенных ингредиентов, имевших определенно реликтовый характер. Граб, бук, орешник и тополи представлены формами, в видовом отношении довольно отличными от современных; более близки к современным клены. Но дубы, известные из третичной флоры Приамурья, далеко не отражают современного бедного состава этого рода на данной территории (*Quercus mongolica* Fisch., *Q. crispula* Bl. и *Q. dentata* Thunb.), а скорее представляют виды, близкие или американским, или, в лучшем случае, современным дубам Японии и Китая. Бук представлен в форме *F. Antipovii* Heer, с большим числом вторичных жилок, тогда как на юге для него характерна узколистность.

Таким образом, и олигоценово-миоценовая флора не является прямой исходной не только для современной лесной растительности Приамурья, но даже и для Японии. Последние представляют собой хотя и прямые, но позднейшие ее дериваты, которые испытали значительную эволюцию в видовом отношении; при этом наблюдается обеднение их на нашей территории и, наоборот, обогащение позднейшей миграцией — в Японии.

Господствующий созидатель хвойных лесов Ангариды — *Larix* уже проявляется в это время, судя по находке ее на Камчатке, в бухте Корфа, где известна *Larix Preobrajenskii* Krysht. По крайней мере, в нижней зоне лесов лиственица тогда не играла роли. Возможно, что в горах ее значение было бо́льшим (Криштофович, 1934).

Таким образом, хотя некоторые растительные формации восточной Азии в широком понимании и удержались до настоящего времени в Китае, Японии, Корее и даже в Приамурье, в основном эта растительность ведет свое непосредственное происхождение из еще более поздней флоры Ангариды, конца миоцена и начала плиоцена.

Позднемиоценовая флора. Тип этой флоры очень хорошо представлен в отложениях суйфунской свиты Приморья, где находится уже гораздо большее количество современных видов (Криштофович, 1936а). Из хвойных еще сохраняются *Taxodium* и *Sequoia,* но ель получает более широкое распространение (*Picea suifunensis* Krysht.); находки непосредственно не подтверждают большого значения сосны, вероятно также ограниченной еще горными районами. По обилию ископаемых остатков можно думать, что бук (*Fagus ferruginea* Ait.) играл в Приморье господствующую роль; наличие каштана тут не отмечено (может быть, случайно). Кроме того, в состав смешанного листопадного леса входили: *Hicoria magnifica* Knowlt., *Pterocarya, Carya, Juglans,* два вида *Quercus, Ulmus, Zelkova, Cercidiphyllum japonicum* S. et Z., *Acer* и *Zizuphus*. В подлеске и по берегам водоемов росли *Corylus*, *Alnus*, а из лиан — *Vitis Nathorstii* Krysht. Характерно, что в этой флоре многие виды уже представлены формами, не отличимыми от современных видов (*Fagus ferruginea*, *Zelkova keaki* Sieb., *Acer pictum* Thunb.). Остальные имеют с ними близкое сходство. В миоценовой флоре Кореи также установлены *Fagus ferruginea*, *Cercidiphyllum japonicum*, *Acer pictum*, хотя *Zelkova* определяется еще древним видом *Z. Ungeri* (Kov.) Ett. Коллекция ископаемых растений с р. Тиссы в Саянах, открытая С. В. Обручевым, дает представление о позднемиоценовой флоре далее на запад, в глубь материка. Здесь по отпечаткам листьев установлен папоротник *Onoclea sensibilis* L. В этом же местонахождении на основании пыльце-

вого анализа были установлены *Pinus*, в том числе *P. cembra* Pall., *Picea, Abies, Tsuga, Keteleeria, Taxodium, Cupressineae*; развитие хвойных подтверждено изучением древесины *Picea* cf. *ajanensis* Fisch., *Pinus, Tsuga*. Из двудольных по пыльце были определены *Salix, Pterocarya, Carya, Betula, Alnus, Corylus, Carpinus, Fagus, Quercus, Magnolia, Tilia, Nyssa* и *Ericaceae*. Из этого списка видно, что, кроме обычных лиственных форм тургайской флоры, здесь были широко представлены хвойные, как древние *Taxodium* и *Sequoia*,[1] так и *Tsuga, Pinus* и *Picea*.

Расположенная далее на запад миоценовая флора Абросимовки на Иртыше, у г. Тары, в общем отражает такой же состав растительности. Хотя здесь среди отпечатков хвойные и не играют значительной роли, но они представлены в форме стволов (Криштофович и Борсук, 1939).

Из этих данных виднс, что позднемиоценовая флора Приморья и Сибири является непосредственной предшественницей некоторых современных флор, имеющей уже тождественные виды и лишь в небольшом количестве включающей элементы, которые теперь в Азии вымерли или существуют в виде реликтов. Она наиболее соответствует современной флоре средней Японии, причем можно думать, что в среднем и верхнем миоцене было мало различия между флорой Приморья и Японии. Однако южнее, на материке Азии растительность была гораздо богаче, что показывает обширный список флоры Шаньваня в Шаньдуне (Chaney and Hu Hsien-hsian, 1940). При значительном числе родов, общих с суйфунской флорой (*Carya, Juglans, Populus, Castanea, Quercus, Betula, Carpinus, Corylus, Platycarya, Ulmus, Zelkova, Tilia, Zizyphus*), в ней отсутствуют, с одной стороны, *Fagus* и *Cercidiphyllum*, а с другой — представлены многие более теплолюбивые растения. Вообще состав флоры гораздо богаче, причем для листьев характерны крупные размеры. Для нее можно привести следующие наиболее характерные растения: *Ailanthus*, *Broussonetia*, *Castanopsis, Cedrela, Cercis, Diospyros, Firmiana, Gleditschia, Gymnocladus, Hovenia, Kalopanax, Koelreuteria, Liquidambar, Pistacia, Albizzia, Catalpa, Eriobotrya, Evodia, Ficus, Fothergilla, Hamamelis, Hydrangea, Litsea, Lindera, Magnolia, Mallotus, Paliurus, Rhus, Berchemia, Pueraria, Tetrastigma*. Часть из них была представлена и в третичных флорах более северной части Азии. До известной степени эту флору отражает третичная флора Райчихи (Байковская, 1950), отличавшаяся, однако, большей ксероморфностью.

Таков состав растительности более южной зоны восточной Азии, приблизительно около 37° с. ш. Значительное участие здесь северных элементов, находящихся в смеси с более южными, как *Mallotus*, *Cedrela*, *Broussonetia*, указывает, что эта страна испытала уже некоторое охлаждение, вызвавшее приток сюда северных элементов. Однако здесь держались и более южные элементы, это несомненно указывает на еще теплый и влажный климат.

Флора Шаньваня весьма своеобразна благодаря смешанному составу. Это дает возможность допустить, что часть ее элементов сформировалась непосредственно на месте их древних меловых предков, а часть из других секций родов, представленных и на севере (например, *Quercus*). Но можно думать, что именно флора Райчихи, гораздо более древняя и несколько более ксерофильная, также непосредственно сменяющая на Амуре меловую флору, является ближайшим аналогом флоры Шаньваня и ее непосредственной предшественницей. Так, во флоре Райчихи находятся те же

[1] Возможно, *Metasequoia*.

Ailanthus, *Hovenia*, *Zizyphus*. Но даже здесь, в Шаньване, мы не находим палеогеновых *Laurus, Cinnamomum*, как не найдены в ней пальмы, равно как и многие типичные элементы обычной нашей тургайской флоры, хотя последняя в своем распространении на юг несомненно дала много материала как для флоры Шаньваня, так и для современной флоры лесов Китая.

Плиоценовая флора. Плиоцен является эпохой, которая пока дала наименее материалов для познания прошлой флоры Ангариды, хотя флора этой эпохи имеет исключительный интерес как звено между типичной тургайской флорой и современной. Наши сведения о ней пока весьма ограничены. Из эрмановской свиты Камчатки известны *Equisetum Parlatorii* Sch., *Salix coalingensis* Port., *S.* cf. *Dayana, S. amygdaloides* Anderss., *S. multinervis* Franch. et Sav., т. е. все элементы приречных зарослей, а не созидатели леса. Другая бедная флора, видимо плиоценовая, изучена М. О. Борсук с пади Абрашихи, на р. Зее, где среди нее установлены *Salix alba* L., *Betula* sp., *Ulmus longifolia* Ung., *U. Yavorowskyi* Borsuk, *Quercus* cf. *drymeja* Ung. (коллекция).

Более интересны находки с севера, где на р. Алдане были найдены орехи *Juglans cinerea* L. (Криштофович, 1915), а на р. Омолое шишки *Pinus*, *Picea Wollosowiczii* Sukacz.; кроме той же ели, там найдена и сосна *Pinus monticola* D. Don. (шишки). Кроме того, из Анадырского края известна *Picea anadyrensis* Krysht., что вместе с другими находками указывает на то, что к концу третичного периода и в начале четвертичного север Сибири стал покрываться хвойной тайгой, среди которой, вероятно по долинам, существовали заросли лиственных деревьев. Серый орех, судя по обилию находок, до Томска и устья Оби играл выдающуюся роль (Горбунов, 1951). В Западной Сибири известны многочисленные остатки плодов и семян плиоценовой флоры, в их числе, например, особенно богатая флора с. Киреевского (Никитин, 1948). По р. Туртасу, притоку Иртыша (Дементьев, 1947), от 40 до 70% пыльцы принадлежит хвойным. Найдены также и отпечатки листьев, в том числе *Tsuga*, *Juglans*, *Pterocarya*, *Fagus*, *Carpinus*, *Ulmus*, *Corylus*. У с. Воронова на р. Оби найдены орехи *Juglans cinerea* L., *Meliosma*, *Trapa*. Данные пыльцевого анализа для Западной Сибири (рр. Ишим, Юган) и Урала указывают на существование здесь в плиоцене нескольких видов *Pinus, Larix, Abies, Tsuga, Podocarpus, Taxodium, Sequoia, Alnus, Betula, Corylus, Carpinus, Juglans, Pterocarya, Carya, Ulmus, Myrica, Ostrya, Quercus, Fagus, Ilex, Nyssa, Ericaceae, Acer, Rhus, Tilia, Fraxinus,* а из трав — *Gramineae, Chenopodiaceae* и *Compositae*. Это говорит о том, что в Западной Сибири уже в плиоцене существовали травяные сообщества степей или суходолов. Однако некоторая неуверенность в возрасте отложения (возможно, миоценового), усиливаемая присутствием *Taxodium* и *Sequoia*, несколько затрудняет выводы.

Далее за Уралом, в бассейне р. Камы (Рыбная) плиоценовая флора, по сборам В. И. Баранова (1949), характеризуется довольно большим списком растений, указывающим на флору, несколько обедненную по сравнению с миоценовой и более бедную, чем плиоценовая флора Польши и границы Голландии (по работе Reid, 1915). Это, вероятно, указывает на бо́льшую суровость климата на севере внутри материка.

Особенно богатые данные о плиоценовой флоре уже с окраины Западной Европы дает нам плиоценовая флора Кросценка в Польше (Szafer, 1946, 1947). В ней установлены по остаткам плодов и семян: *Polygonum convolvulus* L., *P. aviculare* L., *Stellaria, Thalictrum* cf. *minus* L., *Ranunculus polyanthemos* L., *Viola uliginosa* Bess., *Agrimonia pliocoenica* Szafer, *Circaea lutetianoides* Szafer, *Prosperinacea reticulata* C. et E.

Reid, *Hibiscus syriacus* L., *Cicuta virosa* L., *Peucedanum, Ostericum* cf. *palustre* Bess., *Oenanthe* cf. *aquatica* Poir., *Seseli, Foeniculum, Chaerophyllum, Hyosciamus, Physalis alkekengi* L., *Solanum dulcamara* L., *Sambucus ebulus* L., *Valeriana officinalis* L., *Trichosanthes fragilis* E. M. Reid, *Carduus, Carex, Dulichium, Scirpus, Sparganium* и др. (водные растения здесь опускаются). Большое количество видов, тождественных с современными или близких к ним, говорит, что в это время несомненно и в Сибири уже существовали подобные сообщества.

Изучение плиоценовой флоры Болгарии показало, что в то время там существовали леса, по своему составу мало отличавшиеся от позднемиоценовых лесов Украины, и, следовательно, степи туда не распространились (Стефанов и Йорданов, 1935). С другой стороны, есть много данных за то, что в западной Азии, а также на Украине в мэотический век на равнинах уже были развиты травянистые сообщества.

Особенно ценные данные имеются для китайской провинции Синьцзян и близких к ней территорий и окрестностей оз. Иссык-Куль (Кочкорка и Каркара): так, у озера (Кутузкина, 1954) были установлены: *Salix varians* Goepp., *S. integra* Thunb., *Populus bachofenioides* Krysht., три вида *Ulmus, Spiraea, Acer Semenowii* Rgl. et Herd., *Fraxinus* sp., *Celtis australis* L., *Zelkova Ungeri* (Kov.) Ett., а также мелкие плоды *Trapa turkestanica* Krysht. Из разных районов Синьцзяна и близких к нему Чени (Chaney, 1935) описывает *Populus Norinii, Ulmus Hedinii, Spiraea sinkianga, Clematis pliocenica, Rosa Horneri, Acer taikunense,* кроме *Nuphar Bohlinii* и некоторых прибрежноводных растений. Ясно, что этот комплекс представляет не лесную формацию, а остатки тугайной растительности, при развитии которой остальная часть страны находилась в состоянии, близком к пустыне. Остатками флоры прошлого являются здесь *Zelkova, Celtis* и *Acer*, позднее исчезнувшие.

Колебания климата, происшедшие в конце плиоцена, особенно хорошо характеризуют флоры, изученные Мики (Miki, 1937, 1938) в Японии. Большой интерес представляет флора пластов со Stegodon и пластов с Elephas, известная близ Кобе в количестве до 64 видов. Возраст толщи Мики (l. c.) и Шикама (Shikama, 1936) считают верхнеплиоценовым, тогда как Такаи (Takai, 1936) допускает и нижнеплейстоценовый. Из ее состава лишь немногие отсутствуют в современной флоре Японии, причем *Sequoia* и *Zelkova Ungeri* являются наследием более древней флоры и теперь в Японии или вымерли, или заменены другими видами. Восемь видов являются новыми, т. е. отсутствующими здесь в этой форме, а остальные 7 теперь в Японии не произрастают (например, *Sapium sebiferum* Roxb., *Lagerstroemia indica* L., *Buxus*). Все остальные и теперь живут в Японии или хотя бы в Китае и вообще в восточной Азии. Из хвойных здесь найдены *Abies firma* S. et. Z., *Picea polita* Carr., *Pinus parviflora* S. et Z., *Thuja japonica* Max., из широколиственных пород — современные виды *Carya, Salix, Fagus, Betula, Pterocarya, Magnolia, Parabenzoin, Prunus, Phellodendron, Staphylea, Acer, Berchemia, Vitis, Gleditschia, Melia, Styrax* (3 вида), *Symplocos,* а также вымерший *Juglans cinerea* L. Из кустарников — *Berberis, Rosa, Spiraea, Ilex, Paliurus* и др. Наиболее характерной чертой этой верхнеплиоценовой флоры является обилие в ней растений с шипами и колючками, что придает ей несколько ксерофитный характер.

По отношению к дальнейшим стадиям развития растительности Японии эта флора содержит наибольшее количество древних исходных родов, большое число ксероморфных растений и наименьшее количество болотных и водных, а также хвойных, значение которых в дальнейшем быстро

увеличивается. Эта стадия соответствует высокому стоянию суши Японии, почти на 750 м выше современного уровня, что позволило проникнуть сюда многим северным формам. Косвенным, но вполне вероятным выводом отсюда является то, что и прилежащая часть Азиатского материка также несла несколько ксерофитизированную растительность, которая только таким путем могла перейти в Японию, поскольку виды, как исчезнувшие потом из Японии, так и сохранившиеся в ней до настоящего времени, еще остались до сих пор в более засушливых областях Китая. Это, вероятно, соответствует более высокому стоянию всей азиатской суши, почему тогда там господствовала стадия размыва и условия для отложения осадков с остатками растений не были благоприятны. Флора Моги, у Нагасаки, также отражает тип растительности Японии, несколько более бедный, и указывает на температуру, несколько более низкую, чем современная.

Четвертичная флора востока Азии. Самая близкая к нам раннечетвертичная стадия развития флоры в Азии известна менее всего, особенно на материке. В отложениях террасы Буреи у Асташихи мною были найдены остатки *Ginkgo, Zelkova* и *Ulmus,* но, так как относительно возраста этих отложений возникли сомнения, я предпочитаю оставить их в стороне. В Японии известен ряд флор несомненно четвертичного возраста, которые до известной степени могут быть использованы для восстановления картины развития флоры восточной Азии вообще. К нижнему плейстоцену относится флора Блэффа в Иокогаме, весьма близкая в видовом отношении к современной, и богатейшая флора Шиобара, несущая исключительно современные виды в тех же количественных соотношениях, что и ныне (Koidzumi, 1940). При исчезновении древних третичных элементов во флоре повышается значение хвойных и уменьшается число растений с шипами и колючками.

Верхнеплейстоценовая флора, когда Япония была на 1700 м выше современного уровня, характеризуется флорой Экода с максимумом развития хвойных и ничтожным проявлением колючих растений. Главнейшими формами флоры Экода являются: *Taxus cuspidata* S. et Z., *Abies Mariesii* Mast., *Larix Kaempferi* Fort., *Picea bicolor* Hort., *P. hondoensis* Mayr., *Pinus koraiensis* S. et Z., *Tsuga diversifolia* S. et Z., виды *Salix, Alnus, Carpinus, Fagus crenata* Blume, *Quercus crispula* Blume, *Spiraea* sp., *Tilia japonica* (Mig.) Simonkai. Эта растительность соответствует влажному и прохладному климату. Формация леса, близкая к этой флоре, в настоящее время наблюдается на г. Ширане в провинции Кай, на уровне 1500—2000 м. Эти отложения древнее неолита (Miki, 1941).

Более поздней стадией является неолитовая флора Экода из 33 видов исключительно листопадных и травянистых растений, вполне соответствующая флоре центральной Японии и Хоккайдо. Мики (Miki, 1941) считает климат этого времени слегка прохладнее современного, вследствие развития *Aesculus* и *Quercus crispula* доходящего теперь до Сахалина. Несколько более молодой является флора Адзучи на о. Бива близ Киото. Ее 38 видов представляют также вполне современную флору; из вечнозеленых представлен лишь *Quercus glauca* Thunb.

Эти данные указывают, что в течение сравнительно короткого времени флора Японии испытала значительные изменения с вымиранием последнего наследия тургайской флоры — *Taxodium* и *Sequoia* — в конце плиоцена. С раннего плейстоцена произошло становление флористического состава современной флоры. Хотя в позднем плейстоцене фаза Экода характеризовалась далеким продвижением на юг хвойных и, видимо, оттес-

нением лиственных пород на юг и на морские побережья, однако было бы неправильно думать, что эти стадии развития флоры Японии вполне отражали такие же по составу растительные формации и флористические комплексы материка; временами эта разница могла быть не так велика, как не было ее и в конце олигоцена и в миоцене. Экспансия с запада в конце плиоцена указывает на состав материковой растительности Азии, давая основание думать, что если здесь (ближе к берегам Тихого океана) эти ксерофильные формы явились только ингредиентами флоры, то в соответственное время, т. е. в конце плиоцена, на берегах Азиатского материка они имели большее значение и отражали уже тип более засушливых областей Китая (в том числе и Маньчжурии), сменив здесь более влаголюбивую растительность флоры суйфунской свиты. Возможно, в век Экода и на материке усилилось значение хвойных, затем вновь оттесненных в горы и на север страны.

Чрезвычайно интересна история *Juglans cinerea* L. в Японии. Он дожил здесь до конца плиоцена или начала плейстоцена (Ханамаки, Stegodon Beds), сменившись потом совершенно другим орехом — *Juglans Sieboldiana* Max., тогда как в Маньчжурии этот вид, возможно, непосредственно перешел в *J. manshurica* Rupr. В век Экода в Японии уже распространилась *Pinus koraiensis* S. et Z., что говорит за то, что уже раньше этот кедр занял площади на материке. Конечно, для точного восстановления стадий развития флоры Ангариды этих косвенных выводов недостаточно, и нужно ждать данных непосредственно с нашей территории.

Во внутренней части материка под влиянием более континентального климата, который установился там еще в меловом периоде, ход развития растительности если и был параллельным развитию ее на океанских побережьях, то соответствующие фазы должны были быть несколько иными: более ксерофильными в континентальные стадии — при более высокой температуре сухого лета, и более бедными по составу во влажные периоды — при более прохладном лете.

III. СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ СОСТАВ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЗОН ВОСТОЧНОЙ АЗИИ КАК РЕЗУЛЬТАТ ИЗМЕНЕНИЯ ДРЕВНИХ ФЛОР

Охарактеризовав кратко ход развития растительности Ангариды в третичном периоде и в раннечетвертичное время, обратимся к тому, что дают эти палеоботанические данные для истории формирования современных зональных и интразональных типов этой растительности начиная с зоны широколиственных лесов — наиболее прямого наследия тургайской флоры.

Широколиственные леса. В отношении своих созидателей эти леса не имеют ничего общего с лесами цагаянского века, образованными преимущественно *Trochodendroides*, хотя некоторые их ингредиенты (*Actinidia*) сохранились до сих пор в близкой видовой форме. Основной родовой состав этих лесов, у нас значительно обедненный, опирается на позднеолигоценовую и раннемиоценовую флору. Более богатая флора Китая отражает еще раннетретичную флору Райчихи.

Верхнемиоценовая флора (суйфунская) несомненно дала Ангариде, на ее восточной окраине, уже целый ряд видов, сохранившихся до нашего времени скорее в виде второстепенных элементов леса (например, виды *Acer*), тогда как современные его основные образователи, например *Quercus mongolica* Fisch., являются видами новейшего происхождения. Многие виды этой флоры в Приморье и на Амуре совершенно вымерли, сохранившись в неизменном виде в Китае и Японии (*Fagus, Cercidiphyllum*). Учитывая темпы развития флоры, можно думать, что современный

видовой состав и количественные соотношения древесных пород были заложены в раннем плейстоцене, одновременно с образованием в Японии флоры Шиобара, в которой уже намечаются пропорции современных численных соотношений. Однако область распространения этих лесов могла быть более обширной, доходя до устья Амура и его верховий, если бы этому не мешало развитие степной растительности.

Хвойные леса. Рассматривая палеоботанические данные, приходится заключить, что до сих пор мы не имеем следов этих формаций (по крайней мере из третичных отложений) в их исключительном проявлении, т. е. следов существования третичных боров и тайги. До миоцена очень видную роль играли *Taxodium* и *Sequoia*, вовсе исчезнувшие теперь из азиатского ландшафта; остатки хвойных, как, например, *Pinus* или *Larix*, всегда встречаются в ассоциации с обильными остатками лиственных пород. Массовое проявление хвойных заметно только с позднего плиоцена, на Алдане и Омолое, откуда известен довольно богатый набор (*Pinus, Picea, Larix*), хотя пыльцевые данные и дают нам основание полагать, что они уже гораздо ранее занимали горные зоны (Саяны). В Японии максимум развития хвойных установлен для позднего плейстоцена (Экода).

В то время как на юге широколиственные леса уже приобрели свой современный состав, на севере на границе плиоцена и плейстоцена или несколько ранее уже широко распространилась формация хвойных лесов, заходившая по горным цепям далеко к югу, что доказывается богатым проявлением хвойных еще во флоре миоцена, на р. Тиссе (Саяны). В плиоценовых флорах Болгарии и Польши также представлены лиственные леса тургайского типа, хотя присутствие хвойных и здесь доказано. Поэтому к источникам развития тайги и боров приходится подходить иначе, на основании проявления хвойных с древнейших времен.

По материалам И. М. Покровской, на основании изучения пыльцы можно установить развитие многочисленных хвойных во всех зонах уже с мелового периода, что подтверждается единичными находками шишек и хвои. То же самое можно сказать и о третичных отложениях. Уже в верхнем мелу Европы можно установить расчленение рода *Pinus* на секции *Taeda, Strobus* и *Pinaster,* продолжавших существовать и позднее. Балтийский эоцен изобилует хвойными *Pinus* и *Picea*. В бучакских отложениях Украины находятся шишки, их наличие установлено также в эоценовой спондиловой глине Киева. Крупные шишки *Picea Omalii* Ung. А. Н. Краснов (1911) описал из эоцена Харьковской области. И. В. Палибин (1932) описал много хвойных из различных третичных отложений СССР. Так, из олигоцена Башкирии им описан *Piceostrobus Neustruevii* Palib., с восточного склона Урала — *Pinus uralensis* Palib., из кавказского сармата — *Pinus Vassoevichii* Palib., близкая к *P. pithyusa* Stev., из Чиатур — олигоценовая *Pinus praepithyusa* Palib. и *P. paradoxa* Palib. Много шишек хвойных было найдено и в соляных пластах Велички, известны они и из сармата Орехова. Из суйфунского миоцена мы знаем *Picea suifunensis* Krysht., мало отличающуюся от *P. ajanensis* Fisch.

Итак, несомненно, что уже с мелового периода сосны и ели сначала совместно с *Taxodium* и *Metasequoia* входили в состав лесных формаций Евразии, в том числе и Ангариды, независимо от обособления в дальнейшем Полтавской и Тургайской флористических областей. Однако, судя по данным отпечатков, хвойные, за исключением *Taxodium* и *Sequoia*, везде были лишь элементами формаций, возможно образуя более чистые насаждения в особых условиях (пески, скалы, высокогорные зоны), поскольку высокие поднятия существовали при общей сниженности рельефа и ра-

нее позднетретичных и четвертичных поднятий. Пока у нас нет систематически подобранных данных, но весьма вероятно, что в эоцене берега Балтийского моря могли нести более развитую и чистую формацию хвойного леса, давшую начало янтарю. С тем же должно быть связано и проявление янтаря в области тургайской флоры, на Дальнем Востоке и в Арктике в отложениях олигоценового и миоценового возраста, а позднее и в среднем миоцене (Суйфунский район). Однако даже наиболее северные миоценовые флоры, как, например, Эльгена на Охотском побережье, еще дают нам преимущественно остатки покрытосеменных, что может быть связано с характером растительности у водоемов, где отложились эти остатки. Возникновение и развитие формации тайги и боров можно, однако, восстановить на основании некоторых палеоботанических данных и ботанико-географических выводов, используя материалы начиная с Аляски, где с олигоцена появляются роды *Picea* и *Pinus* (а по старым данным, и *Abies*). Остатки *Pseudolarix* были найдены в мелу Анадыря, а *Larix* — в олигоцене Камчатки.

Роды *Pinus* и *Picea* уже с мелового периода, возможно и ранее, были широко распространены на территории всей Евразии под различными широтами и в различных климатических условиях — от субтропического климата Украины и Западной Европы до умеренного климата Сибири, Арктики и Дальнего Востока. При наступлении на соответственных территориях климатических и эдафических условий, менее благоприятных для лиственных лесов, могли возникнуть более или менее обширные массивы сосен, елей и других хвойных, чаще, вероятно, на горных склонах, вне возможности массового накопления их остатков в осадках водоемов. Это могло происходить как на севере, так и на юге, аналогично проявлениям северных и южных насаждений сосны в наше время (север СССР, Крым, Кавказ, Италия, Флорида). Секция елей *Omorica* издавна существовала по всей Евразии, о чем говорит, например, ее реликт на Балканах (*P. omorica* Pančič). В то время как на западе она не получила широкого развития, в условиях прохладного и равномерного влажного климата восточной Азии и Северной Америки *Picea ajanensis* Fisch. и *P. sitchensis* Trautv. et Mey., относящиеся к той же секции, получили весьма широкое распространение (Палибин, 1934). Вполне вероятно, что на материке восточной Азии, где в позднем плейстоцене хвойные при поднятии уровня суши дошли с *Pinus koraiensis* S. et Z. и *Picea ajanensis* Fisch. до Японии, на северо-востоке Азиатского материка, в Берингии, возможно еще с плиоцена создалась обширная область темнохвойной тайги, общая с Северной Америкой. Южнее, в Приморье и на Сахалине, она заняла склоны возвышенностей. За это говорят отмеченные выше находки плиоценовых сосен и елей, хотя присутствие тут же *Juglans cinerea* L. указывает, что климат в то время не был чрезмерно суровым и поэтому лиственица еще не заняла столь обширного ареала, как теперь. Уже ранее продвинувшиеся на юг по горным склонам, а возможно, и автохтонные древние формы хвойных могли расширять свои ареалы на месте. Ближе к Байкалу и далее к западу большее значение получили другие хвойные, более приспособленные к местным условиям (их присутствие в Саянах доказано для миоцена).

Период опускания суши, соответствовавший неолиту, мог даже вызвать обратные движения к северу уже создавшихся лиственных лесов, а также отступание и сокращение площади хвойных. Если учесть, что частые колебания лесных границ происходили даже по окончании ледникового периода, нет никаких оснований допускать, что ранее этот процесс

был односторонним. Однако, когда на северо-западе Сибири произошло материковое, а восточнее — горное оледенение, последующая сухая фаза вновь оттеснила к югу обедненные лиственные леса и создала условия для развития хвойных. Именно тогда на севере заняла свое место лиственичная тайга, сменяющаяся на западе и юге в соответствующих условиях елово-пихтово-кедровой тайгой с сосняками.

Эти движения мы не должны, конечно, рассматривать как реальные движения растительных формаций, а скорее как расширение и сокращение уже существовавших в зачатке ареалов, в результате чего в Сибири обособились ареалы различных видов лиственицы и ели, в то время как сосна (кроме *Pinus sibirica*) осталась единой от берегов Тихого океана до Шотландии. Борьба хвойного леса и степи отражается в позднейшей истории Балаганской степи, уже под влиянием человека, где при слабой устойчивости лиственицы ландшафт легко терял свой лесной покров.

Нет сомнения, что сплошной покров хвойных пород как зона спустился в Ангариде с севера, хотя этому способствовало опускание этих пород со склонов гор на равнины и далее к югу. Господство более или менее сурового климата обусловило занятие хвойными почти всей Сибири, но всегда более мягкие и влажные условия тихоокеанской полосы отражались на формировании здесь темнохвойной тайги (как и в Северной Америке), тогда как юго-западнее развивалась кедрово-пихтовая тайга, а весь север до пределов тундры был занят лиственицей.

Болотная растительность тайги и тундра. Что касается формации растительности тундры и болот лесной зоны, именно их характерных кустарников и полукустарничков, фактических данных по этому вопросу нам палеоботаника не дает. Мы уже улавливаем их как «fait accompli» в четвертичных отложениях. Из этих формаций особенный интерес представляют вечнозеленые *Ericaceae,* в том числе *Rhododendron,* широко развитый на земном шаре от высокогорных районов и до берегов моря, а также *Empetraceae.* Их изолированное систематическое положение среди обычных элементов леса и олиготипность и даже (у нас) монотипность придают им особенный интерес, равно как существование под тропиками и даже переход их в южное полушарие, что несомненно свидетельствует о древнейшем происхождении этих групп. Ископаемые данные, которые бы проливали свет на их историю, чрезвычайно бедны. Так, удалось установить *Vaccinium uliginosum* L. в миоценовой флоре Крынки и плиоценовой Болгарии среди растений богатых видами лиственных лесов. Многочисленные вечнозеленые *Vaccinium* в сообществе с мелколиственными представителями родов *Quercus, Eugenia, Leptospermum, Acer, Ilex,* а также *Taxus* образуют мшистый лес высокогорий Филиппинских островов из довольно крупных деревьев с густо переплетенными ветвями, покрытыми мхами и папоротниками.

На Огненной Земле влиянию прохладного и влажного однообразного климата, где термометр не поднимается выше 21.2° и не падает ниже —4.2° (средняя температура 6.5°), при 316 днях с осадками в году, подверглись представители различных семейств Южной Америки (*Nothofagus, Drymis, Maytenus, Weinmannia, Lomatia, Berberis, Ribes*) и создали здесь формацию леса, габитуально близкую филиппинскому мшистому лесу. В Патагонии и на Огненной Земле встречается *Empetrum rubrum* Vahl., а из травянистых растений обращает на себя внимание *Drosera* и *Pinguicula.* Явно бросается в глаза принадлежность всех или почти всех этих растений к примитивным семействам в соответственных рядах, в то же время хорошо представленным в

нашей вечнозеленой палеогеновой флоре. Также очевидна связь их с австралийской флорой. Олиготипность этих родов тоже очень характерна, как и полная оторванность большинства их от господствующих пород современного лиственного леса.

Все это дает основание думать, что характерные болотные и тундровые ассоциации, вернее их позднее образовавшиеся формы, начали слагаться не только в третичном, но, вероятно, уже в меловом периоде, проходя стадии «мшистого леса» и вечнозеленого типа лесов Огненной Земли, когда в составе лесной флоры еще существовали исходные семейства и роды, оказавшиеся способными преобразоваться в новые формы в этих условиях угнетения нормального развития.

Все возраставшая суровость климата Арктики, особенно в связи с резкой континентализацией, неизвестной ни в горах Филиппин, ни на Огненной Земле, в конце плиоцена вызвала еще большее угнетение подобной растительности. Несомненно, что позже, чем эти древнейшие олиготипные элементы, сюда присоединились *Salix* и *Betula*, но ранее последних *Myrica*, некогда занимавшая видное положение в широколиственной флоре не только умеренного, но даже субтропического климата. В настоящее время *Myrica faya* Ait. входит в состав вечнозеленой маккии на Азорских островах и в северной Африке также с представителями *Ericaceae*. Кроме *M. gale* L. и *M. cerifera* L. умеренных и холодных широт, род *Myrica* имеет 40 видов, распространенных в субтропиках (Капская Земля, Азорские и Канарские острова, северная Африка). Сем. *Ericaceae* дает такие же противоположности в своем распространении.

Одной из главнейших трудностей является вопрос о месте первоначального развития болотно-тундровых элементов и их предках. Наличие высокогорного мелколесья, не связанного с Арктикой, убеждает в том, что болотно-тундровые элементы могли возникать независимо от географической зональности и Арктика не обязательно явилась исходным ареалом для развития высокогорной и болотной растительности. Одни и те же исходные элементы могли давать начало тем и другим в сходных условиях местообитания, а многочисленные процессы наступления и отступания как географических зон, так и горных поясов явились причиной слияния ареалов растений, возможно различного происхождения. Если допустить, что некогда территория полярной области не была «полярной» в смысле климатическом (но, конечно, не в световом), то единственной обстановкой для возникновения формаций угнетенных типов растительности являются высокие горы, где были широко представлены *Ericaceae, Myricaceae, Empetraceae*, а в южном полушарии — *Fagaceae, Proteaceae, Magnoliaceae, Berberidaceae*. Естественно, что при охлаждении Полярной области эти формации, спускаясь, распространились и на равнинах, в то время как лиственные леса и даже хвойная зона оттеснялись к югу. Но может быть вернее, не отрицая самостоятельного горного происхождения ряда подобных элементов (как известно, возникающих даже на уединенных горных вершинах, как Кения и Килиманджаро, на севере так же, как в зачаточном состоянии на Огненной Земле), допустить, что из основного подбора форм еще меловой и древнейшей третичной флор стали создаваться эти своеобразные кустарниковые формации с некоторыми травянистыми формами, так же далеко оторванными в родовом отношении от окружающей лесной растительности (Толмачев, 1954).

Тот факт, что в эоцене и олигоцене Арктика до 82° с. ш. питала *Taxodium*, а на 70-й параллели (о. Диско) росли богатейшие по составу лиственные леса, не позволяет нам выделить территории возникновения этих

формаций на севере или найти их в Тихом океане, где, по Вегенеру, мог помещаться Северный полюс.[1] Кроме того, этот период был уже поздним для возникновения из растительности, например гренландских лесов, болотно-таежных *Ericaceae*. Повидимому, эти элементы в то время существовали, так как если уже в тургайской флоре определен *Vaccinium uliginosum* L., то, вероятно, вечнозеленые *V. vitis idaea* L. и *Oxycoccos quadripetalus* Gilib. возникли еще ранее. Скорее всего это произошло в меловом периоде, когда Amentiflorae еще не приобрели своего лесообразующего значения и примитивные семейства были широко распространены до высоких широт. Мы знаем, что даже в начале третичного периода до о. Купреянова (57° с. ш.) и Матануски (67° с. ш.) на Аляске доходили пальмы, *Laurus, Dillenia, Magnolia, Malapoenna* и *Ceratozamia* (Hollick, 1936). Возможно, в наиболее холодной области севера, а за отсутствием таковой [если принимать концепцию Брукса (1952) о равномерно влажном и умеренном климате Арктики без постоянного ледяного покрова] в его горных поясах уже возникли эти карликовые кустарники и сопутствующие им травянистые растения. Последующее охлаждение обширной территории позволило им получить широкое распространение как в тундрах, так и в болотных формациях лесной зоны, где значение эдафических условий преобладало над условиями климатической зональности. Позже в эту формацию вошли и тургайские элементы из окружающей растительности (*Salix, Betula, Alnus*).

Одной из важнейших задач будущего является нахождение в ископаемом состоянии растений болотных формаций, которые бы отражали состав современной им флоры.

Степи и пустыни. Вопрос о происхождении травянистой и кустарниковой растительности степно-пустынной зоны Азии является одним из труднейших. При решении его мы попадаем в circulus vitiosus или своего рода «палеоботаническую пустыню», так как самый характер обстановки этих сухолюбивых формаций дает слишком мало возможностей для сохранения остатков растений в ископаемом состоянии. Возможны случаи сохранения остатков водных растений в донных осадках озер этой зоны, т. е. следов интразональной формации, ничего не могущей дать для понимания той зональной растительности, в пределах которой она была развита. Чаще находятся остатки гемиксерофильной лесной растительности. Однако можно использовать ряд косвенных указаний, чтобы как-то подойти к решению этого вопроса (Криштофович, 1953).

Развитие более или менее влаголюбивых лесных формаций позднего мела от берегов Тихого океана до Амура и устья Буреи говорит за то, что эта область тогда имела влажный климат и лежала всецело в лесной зоне. Но полное отсутствие растительных остатков в многочисленных континентальных отложениях Монголии (Morris, 1936), характеризуемых остатками пресмыкающихся, самая литология пород и состав фауны говорят за то, что уже с позднего мела в Монголии (Джадохта, Ирен-Дабасу), приблизительно на параллели Владивостока, установился пустынный климат, что нисколько не могло мешать развитию богатой животной жизни в районе местных озер. При этом не обязательно говорить о чисто пустынной обстановке, возможно, что здесь скорее существовали саванны или свое-

[1] Предположение о нахождении Северного полюса в третичном периоде в северной части Тихого океана создает крупные противоречия. Допуская этим предположением возможность пышного развития растительности Европы, Вегенер приписывал очень суровые условия Аляске, тогда как на самом деле здесь в эоцене пальмы доходили севернее 62-й параллели в районе Матануски (Криштофович, 1955).

образные «степи», растительности которых мы пока не знаем. Указания последних советских экспедиций И. А. Ефремова и В. Н. Громова на нахождение там стволов деревьев (каких, пока не установлено) нисколько не колеблет, а при отсутствии листовых отпечатков скорее только подтверждает это положение. Обычно массовые скопления окаменелых стволов встречаются не на месте их произрастания (за исключением стволов в вертикальном положении), а как раз на месте сноса их водными артериями и возможно силевыми потоками. Таковы сибирский плавник, частые скопления окаменелых стволов, девонских и каменноугольных, в Казахстане, то же, видимо, в условиях отложения в сухом климате. Самая обстановка пустыни способствует окаменению подобных стволов кремнекислотой в условиях их накопления, тогда как во влажном климате легче происходит их обугливание или гниение. Несомненно, что эти деревья в Монголии росли по горным склонам, откуда и сносились. Чени (Chaney, 1935) указывает на находки в подобных отложениях корявых стволов.

Более того, признаки сухого климата можно наблюдать на всей территории от Забайкалья до Монголии, Жэхэ и Хэбэя в Китае еще с раннего мела и, возможно, даже с конца юры. Судя по остаткам в озерных образованиях с *Lycoptera,* где при крайней тонкости осадков и образовании бумажных сланцев, видимо отложившихся в условиях плайи (пересыхающих летом озер), встречается в большом количестве только растительная труха, можно заключить о сравнительной бедности окружающей растительности. Флора Райчихи [палеоценовая (Байковская, 1950)], сменившая на Амуре непосредственно цагаянскую меловую, носит явные признаки большей сухости климата, чем в цагаянское время. Это видно из многочисленности узколистных форм, богатства видов *Zizyphus,* резкого исчезновения *Trochodendroides* и, наконец, из невозможности по собранным довольно значительным компонентам флоры восстановить какую-либо лесную формацию. Проявления этой ксерофилизации севернее, в Кумаринском Цагаяне, если эти отложения имеют тот же возраст, еще не наблюдается; видимо, в это время сухая зона располагалась южнее, становясь постепенно более резкой далее на запад, в глубь материка. Таким образом, на территории Монголии и Забайкалья уже тогда могли быть заложены зачатки древних травянистых и кустарниковых формаций в виде зарослей *Paliurus, Zizyphus* и, может быть, *Celtis* из наследия цагаянской флоры, несомненно с добавлением некоторых пришельцев с юга, для которых уменьшение осадков на этой территории, даже без изменения температуры, сделало ее более «теплой» и поэтому доступной. Точно при таких же условиях в Америке проникли на север мексиканские и сонорские элементы. В Сибири до Урала в это время продолжала господствовать лесная растительность (р. Чулым, район у Томска).

Для третичного периода очень характерен слегка ксерофильный облик растений посьетской свиты Приморья, что выражается в узости и мелкости листьев многих найденных там форм, в отличие от растений Сахалина. Как известно, в Корее и Маньчжурии (Фушунь у Мукдена) в связи с более теплым климатом в это время существовали некоторые вечнозеленые растения и пальма *Sabal* (Endo, 1934). Но в бассейне Амура третичных флор и углей, более поздних, чем палеоценовые, неизвестно, кроме ничтожных проявлений, например флоры Абрашихи (плиоцен?), отражающей береговые заросли ивняков, но не формацию широколиственного леса. Лишь у Байкала вновь появляются следы существования лесов тургайской флоры и пласты угля; небольшая флора того же типа известна и в Монголии у Калгана. Весь Казахстан и Западная Сибирь до Зайсана и Алтая

были покрыты (олигоцен—миоцен) сплошными лесами тургайского типа, тогда как в Средней Азии и Китае условия скорее были более засушливыми, что видно не только из того, что там почти не встречается отложений с остатками растений, но и из самого характера находимых остатков. Это все остатки ив, тополей, ильмов, а также папоротников, и теперь изобилующих в Узбекистане на сырых окраинах болотистых пространств при отсутствии лесных форм или их крайней бедности.

Плиоцен окрестностей Иссык-Куля, Синьцзяна и Ганьсу дает уже гораздо более прямые указания на тип растительности, сохраненный в этих осадках, преимущественно соленосных. Это те же ивы, тополь-туранга, ясень, *Celtis*, *Spiraea, Rosa* и ряд других форм тугайных лесов. Среди них сохранились немногочисленные элементы более лесного характера, как клен, дзелкова, но во всяком случае это лишь галерейные древесные заросли, и теперь встречающиеся в самой злой пустыне, например в Такла-Макане (Chaney, 1935)]. Плакорный район Центральной Азии в то время представлял собой область развития травяных и кустарниковых формаций, пустыню, полупустыню или саванну.

Таким образом, уже с конца мелового периода в сердце Азии на запад от Амура, в Монголии и Китае стала развиваться континентальная область, в которой не только слагались новые растительные формации, но путем быстрой эволюции возникали новые систематические комплексы: ангарский центр развития полыней (Крашенинников, 1946), среднеазиатский центр развития солянок (Ильин, 1946). Монгольский центр был вовлечен в ксерофитную обстановку в стадии развития лесов цагаянского и тургайского типов (и даже ранее), притом вдали от литорали. Древние меловые формы, наследие мезозоя, которые могли там создавать особый тип мезозойской ксерофитной растительности, подобной растительности мексиканских пустынь или пустынь Аризоны — из цикадей (Нейбург, 1932), хвойных и других растений в связи с общим вымиранием этого типа не получили дальнейшего импульса. Пустынно-степная флора здесь создалась преимущественно выходцами из цагаянско-тургайской растительности, которые временами проникали в эту область как с севера (Калган), так, возможно, и с юга (субтропические элементы), заходя с востока, где не было обстановки для возникновения самостоятельных ксерофитных формаций. Как в Северной Америке род *Stipa* рассматривается в качестве выходца из умеренного широколиственного леса, а элементы пустыни — из Мексики и Сонорской области (Clements, 1936), так и здесь большинство элементов — ксерофитов выделилось из растительности склонов и скал лесной области. Немногие виды, отмечаемые М. М. Ильиным (1946), могли быть реликтами древнейшей флоры. Наоборот, в Средней Азии начало пустынному комплексу в основном дала совершенно иная по систематическому составу полтавская флора. Впоследствии те и другие элементы здесь смешались в связи с бо́льшим проникновением восточных, тургайских, элементов благодаря увеличению суровости климата на запад и юго-запад, чем полтавских на восток и северо-восток. Отсюда значительное количество древних родов в Средней Азии и отсутствие их на востоке, где даже такие, казалось бы, древние роды, как *Aralia* и *Actinidia,* не являются изолированными по причине сохранения их до сих пор во флоре всей восточной Азии в лесной обстановке. В Средней Азии полтавские элементы уцелели как обломки более древнего мира при полном уничтожении их прототипов в окружающей флоре, показывая в то же время связь с западным Средиземноморьем вследствие единого генезиса их растительности из полтавской флоры, ее травянистых и литоральных спутников.

Палеоботаника пока дала еще слишком мало материалов для прямого решения этого вопроса. Следует пожелать, чтобы карпологические и палинологические исследования были широко распространены на третичные осадки пустынно-степного типа для выявления из них элементов когда-то населявшей их растительности, особенно травянистой, ускользающей при других методах исследований.

Самым древним чрезвычайно интересным документом, свидетельствующим о среднеазиатской саванне, возможно капского или австралийского типа, является местонахождение растений эоценового возраста у оз. Ер-ойлан-дуз в Туркмении, указывающее на существование тут зарослей *Dryandra, Rhus* и других жесткоузколистных форм вместе с некоторыми папоротниками, которые в настоящее время были изучены Н. Д. Василевской (1949), сильно обогатившей их еще бедный список и установившей присутствие некоторых лавровых, подтверждающих полтавский тип этой флоры.

Другим, но не столь резким проявлением ксерофилизации растительности восточной Азии является отмеченная выше позднеплиоценовая стадия проникновения гемиксерофильной растительности даже в Японию. Несомненно внутри Азиатского материка, в частности даже в Приамурье и Приморье, она должна была выразиться еще сильнее. Может быть, с этой именно стадией можно связать усиленное видообразование, например, полыней, начавшееся еще ранее. Вполне вероятно, что последующая стадия более влажного климата подавила временно этот процесс, возобновившийся в Монголии и Забайкалье после влажной фазы уже в постплиоцене (Крашенинников, 1946).

Во всяком случае даже при таком малом количестве данных возникновение травяных и кустарниковых сообществ нам рисуется на более реальной основе, чем происхождение древних болотных элементов, связанных с тайгой, и тундры.

IV. ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗВИТИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В АНГАРИДЕ

В предыдущих главах были приведены на основании палеоботанических данных сведения о систематическом составе флор и типах растительности восточной Азии с мелового периода и сделаны попытки восстановить ход развития современных растительных формаций этой области.

В настоящей главе делается попытка наметить те основные закономерности, к которым сводится этот процесс как в отношении систематического состава, так и биологического облика отмеченных формаций, а также резюмировать в целом ход этого процесса.

Основными факторами этого процесса явились: 1) постепенное, с начала третичного периода, похолодание, возможно происходившее толчками и с временным восстановлением прежних условий, особенно на севере и северо-востоке, связанное с переходом климата в более континентальный, с более резко намеченными климатическими зонами, и 2) установление в Азии с конца юрского и начала третичного периода засушливой области в связи с возникновением хребтов, окаймлявших побережье Тихого океана, а затем вследствие исчезновения в третичном периоде на юго-западе остатков Тетиса.

Основными флористическими и фитоценотическими материалами, которые подверглись воздействию этих процессов, после вымирания типичной мезозойской флоры являлись: цагаянская флора с ее наследием —

тургайской на востоке и северо-востоке, и верхнемеловая платановая флора на западе и юго-западе с ее преемницей — полтавской флорой, проникавшей и на восток по южной окраине области (Монголия, Китай).

Борьба компонентов указанных флор между собой в изменявшейся обстановке и вызвала к жизни тот флористический комплекс и те растительные ассоциации, которые здесь существуют в настоящее время. Переплетение основного флористического материала и действующих факторов, а также несомненно не раз повторяющиеся временные возвращения и отступания типов растительности в Азии в пределах СССР и пограничных с нами частях Китая и Японии — вот что создало в конечном счете современный растительный покров ангарской суши.

Увеличение сухости климата от Забайкалья до берегов Желтого моря оказало сильное влияние уже на верхнеюрскую и меловую растительность. В средней юре (и ранее) от тропика Рака далеко на север — до Монголии, р. Амура и бассейна р. Лены — простиралась влажная область, в которой образовывались мощные залежи углей с исключительно богатым накоплением (например, Буреинский бассейн). В конце юры или в начале мелового периода на востоке возникли поднятия меридиональных хребтов и горстовых поднятий Верхоянского хребта и хребтов на месте верхоянской геосинклинали. Атмосферные осадки задерживались на восточном склоне этих горных цепей, и к западу отсюда возникла обширная засушливая область, характеризующаяся развитием мелких озер, в которых отложились осадки листоватых сланцев, богатых остатками рыб и насекомых, тогда как растения сохранились только в виде растительной трухи. Совершенно прав Грэбо (Grabau, 1928), говоря, что эти осадки представляли отложения плайи, временных озер, где при быстром их усыхании погибали мириады рыб (Lycoptera). Крайняя бедность распознаваемых растительных остатков и нахождение последних преимущественно в виде трухи ясно свидетельствуют о бедности растительного покрова, отсутствии древесных формаций. Некоторые проявления растительности все же помогают восстановить ее облик по находкам в Лай-ян-сяне и Чжао-сяне в Шаньдуне. Это были многочисленные кипарисовидные хвойные (*Brachyphyllum, Pagiophyllum, Sphenolepis, Palaeocyparis*, *Baiera* с узкими долями, *Zamites*). Такая растительность могла напоминать облик ксерофитных формаций Мексики с саговниками и заросли можжевельников и саксаулов сухих областей. Возможно, что растительность более внутренних, чем Шаньдун, частей материка была еще беднее. С характером растительных остатков гармонирует и тип осадков — пестрая красная окраска горных пород. В то же время к востоку от меридиональных хребтов климат оставался достаточно и равномерно влажным, о чем свидетельствуют осадки, флора и наличие залежей углей от Уссурийского края и Кореи до Колымы.

Растительность, которая подверглась воздействию этих суровых факторов, была типично мезозойской, представляя классы растений, которые вымерли нацело, или почти нацело (Bennettitales, Ginkgoales) или сильно преобразовывались в дальнейшем (Coniferae). Вследствие этого данная фаза развития растительного покрова не могла явиться базисом для создания на ее почве новых флористических и экологических типов, независимо от причин вымирания этих групп, а одни хвойные не были в состоянии заполнить все пространство, когда их конкурентами, хотя бы и в более благоприятных условиях температуры в дальнейшем, явились покрытосеменные.

Эпоха позднего мела при продолжавшемся поднятии меридиональных хребтов и образовании Малого Хингана не изменила значительно условий

существования растений на востоке и на севере (Сахалин, бассейн Амура, Япония), где развилась богатая лесная растительность с уже начавшимся преобладанием двудольных и с процессами углеобразования и где под конец периода широко развились троходендровые леса. Но к западу
асушливые условия скорее еще усилились, так как меловые осадки Север-
ого Китая отличаются крайней континентальностью, представляя крас-
е и пестроцветные, часто гипсоносные и соленосные толщи или скопле-
конгломератов, совершенно лишенные растительных остатков. Широт-
горные цепи в области 40-й параллели (Циньлин) создали и к югу
ливую область, наподобие плоскогорья Декана в Индии. Однако
ысокие горные пояса получали больше влаги, что сочеталось с бо-
дным их климатом, вследствие чего меловая растительность, в
и хвойные, могли проникать по ним к югу. На западе, к берегам
Казахстане и Приуралье, распространились обширные платано-
остоявшие из древесных пород, отличавшихся громадными
носившие ряд черт, сходных с лесами Дальнего Востока,
отражавшие меловые леса Европы [Чехословакии (Вахра-
истематический состав этих лесов был очень пестрым. В них
авители семейств, имеющих теперь наибольшее распро-
ической зоне (хотя сама по себе эта область далеко не
озеленой и тропической по климату). Эта флора уже
ить первые древнейшие элементы аридного типа расти-
чой Азии в виде *Bignoniaceae* и *Malpighiaceae*, отме-
ым (1946), а также *Myricaceae, Proteaceae* и др.,
ти исчезнувших в этой области.
периода климатические соотношения мало изме-
ованием в конце мелового периода Тургайского
еще больше поддерживался влажный режим, но
й Азии продолжала существовать аридная
которой красноречиво говорит ископаемая
, где, вероятно, господствовали редколесья,
истных кустарников типа чаппараля засуш-
ной Америки. Область полтавской флоры,
флоры южного типа, по последним дан-
и на Волыни, — прослежена в Азии почти
где она распространялась, вероятно, го-
асушливых районов. Но растительность
ого типа здесь далеко не достигала той
лимата, которую она местами имела
стительности, где пришельцы с юга
ридной области внутренней Азии;
х меловых элементов основу их
оторые элементы, проникавшие
горные хребты позволили про-
далеко опередившим здесь их
похолодании хвойные посте-
флоры, если последние не
к, например, *Ericaceae*).
ива и остатков Тетиса
де Азии, и их дериваты
х окраинах Евразии: у
емного моря, с другой
ом тургайской флоры

с
вı.
це-
ии
вен ах
ной где
тайг вии
мо-
не в
chy-
лями,
В п ятных
ских да аксау-
ности в ах, чем
вить ход ельных
В нас ных по-
ности, к костава л-
состава, ики, фло-
резюмиров Колымы.
Основн вых фак-
ла третичн, которые
с временн ли сильно
северо-восто ого данная
с более резк для созда-
Азии с конца независимо
в связи с возн в состоянии
на, а затем в бы и в более
остатков Тетис сь покрытосе-
Основными ридиональных
которые подверг тельно условий
ной мезозойской

существования растений на востоке и на севере (Сахалин, бассейн Амура. Япония), где развилась богатая лесная растительность с уже начавшимся преобладанием двудольных и с процессами углеобразования и где под конец периода широко развились троходендровые леса. Но к западу засушливые условия скорее еще усилились, так как меловые осадки Северного Китая отличаются крайней континентальностью, представляя красные и пестроцветные, часто гипсоносные и соленосные толщи или скопления конгломератов, совершенно лишенные растительных остатков. Широтные горные цепи в области 40-й параллели (Циньлин) создали и к югу засушливую область, наподобие плоскогорья Декана в Индии. Однако более высокие горные пояса получали больше влаги, что сочеталось с более холодным их климатом, вследствие чего меловая растительность, в том числе и хвойные, могли проникать по ним к югу. На западе, к берегам Тетиса, в Казахстане и Приуралье, распространились обширные платановые леса, состоявшие из древесных пород, отличавшихся громадными листьями, и носившие ряд черт, сходных с лесами Дальнего Востока, хотя и более отражавшие меловые леса Европы [Чехословакии (Вахрамеев, 1952)]. Систематический состав этих лесов был очень пестрым. В них входили представители семейств, имеющих теперь наибольшее распространение в тропической зоне (хотя сама по себе эта область далеко не была вполне вечнозеленой и тропической по климату). Эта флора уже тогда могла выделить первые древнейшие элементы аридного типа растительности Центральной Азии в виде *Bignoniaceae* и *Malpighiaceae*, отмечаемых М. М. Ильиным (1946), а также *Myricaceae, Proteaceae* и др., теперь вполне или почти исчезнувших в этой области.

В начале третичного периода климатические соотношения мало изменились. В связи с образованием в конце мелового периода Тургайского пролива, севернее, в Азии, еще больше поддерживался влажный режим, но в Центральной и Средней Азии продолжала существовать аридная область, о растительности которой красноречиво говорит ископаемая флора Бадхыза в Туркмении, где, вероятно, господствовали редколесья, саванны или заросли жестколистных кустарников типа чаппараля засушливых областей запада Северной Америки. Область полтавской флоры, создавшейся из верхнемеловой флоры южного типа, по последним данным — того же типа и состава, что и на Волыни, — прослежена в Азии почти до Павлодара (Буданцев, 1953), где она распространялась, вероятно, гораздо далее к югу от современных засушливых районов. Но растительность субтропического или даже тропического типа здесь далеко не достигала той пышности, связанной с влажностью климата, которую она местами имела в Европе — это зона субтропической растительности, где пришельцы с юга давали материал для растительности аридной области внутренней Азии; они составляли с остатками позднейших меловых элементов основу их флоры, к которой присоединялись и некоторые элементы, проникавшие сюда из Тургайской области. В дальнейшем горные хребты позволили проникнуть на юг и хвойным формациям севера, далеко опередившим здесь их продвижение по равнинным районам. При похолодании хвойные постепенно вытеснили дериваты субтропической флоры, если последние не имели исключительной приспособляемости (как, например, *Ericaceae*).

Исчезновение в неогене Тургайского пролива и остатков Тетиса вызвало уничтожение тургайских лесов и на западе Азии, и их дериваты мы теперь знаем только на двух противоположных окраинах Евразии: у берегов Тихого океана, с одной, и Черного и Средиземного моря, с другой стороны. В западной части Евразии прямым дериватом тургайской флоры

являются леса Кавказа, особенно Колхиды, и горные леса юга Европы (с каштаном), тогда как в остальной Европе, за исключением Средиземноморья, растительность вследствие влияния ледниковой эпохи претерпела глубокие изменения.

В условиях климата Средиземноморья в Европе к югу от Альп в большей степени сохранилось наследие полтавской флоры, тогда как в Азии, южнее лесной зоны увеличение засушливости климата при низких температурах гораздо более повлияло на древние комплексы, вызвав здесь обширное развитие ксерофитной растительности.

История преобразования третичной флоры в Северной Америке представляет большую аналогию с процессом в Евразии, с тем отличием, что здесь благодаря развитию меридиональных хребтов основное передвижение типов растительности имело меридиональный характер, хотя и с рядом отклонений, аналогичных процессу развития растительности в Евразии. Как и в Азии, в Америке в центре материка возникла засушливая область, огражденная от океана Кордильерами, что обусловило образование узкой аридной зоны, вытянутой с севера на юг. Восточнее береговых хребтов там возник тип растительности, аналогичный нашей средиземноморской. В атлантических штатах, в области широколиственных лесов, сохранились многие роды, типичные для тургайской флоры, причем ближе к Мексиканскому заливу уцелели и более теплолюбивые представители этой флоры (*Taxodium*, *Liriodendron*) и даже более древней — в виде *Sabal*, а еще южнее, в горах Мексики и Гватемалы, мы наблюдаем пестрое смешение тургайских и тропических элементов. Область окраины Мексиканского залива представляет аналогию с лесной лиственной флорой Дальнего Востока (Уссурийский край, Япония, юго-восточный Китай), а прерии и пустыни Северной Америки — с аридной областью Азии, с той разницей, что здесь и вдоль Тихого океана создалась горная преграда, отгородившая внутреннюю часть страны от осадков с океана, тогда как на западных склонах хребта создалось другое убежище третичной флоры с *Sequoia* и *Sequoiadendron*.

Зона хвойных лесов Северной Америки является полной аналогией таковой Евразии, но как бы в зеркальном отражении; с большим богатством и разнообразием родов не на востоке, как в Азии, а на западе, где сохранилось большое количество родов, когда-то широко распространенных и в Старом Свете.

Для полного понимания развития растительности Ангариды мы, к сожалению, не имеем еще достаточных материалов о флоре палеотропической области, особенно в Азии, что дало бы нам много материала для понимания современной картины и создавших ее смен флоры в прошлом.[1]

Для более ясного представления этого процесса необходимо составление точных палеогеографических карт, показывающих не только очертания берегов, но и расположение горных хребтов, древних речных долин и древних областей, лишенных стока.

Нередко при изображении картины развития флоры восточной Азии большое значение приписывается процессу миграции растений из Азии в Америку (Вульф, 1944) и из китайского центра на север и северо-запад (Комаров, 1908, и др.), причем последняя концепция удержалась со вре-

[1] Палеоботаническое изучение третичной флоры тропиков находится в большом застое, и лишь в Индии в этом направлении были начаты работы Б. Сани и его сотрудниками.

мен, когда еще допускалось существование Ханхайского моря. Эта картина является совершенно неверной.

В Северной Америке, начиная с мелового периода, развивалась та же флора, что и в восточной Азии, и вообще суша в этом отношении представляла единое целое с последней и Гренландией. В третичном периоде флора Северной Америки и Азии была гораздо более однородной, чем в настоящее время. Поэтому часто встречающееся выражение «американские элементы» флоры не имеет никакого содержания; *Taxodium*, *Sequoia*, *Juglans cinerea* являются столь же мало американскими, сколько *Ginkgo* китайским. Лишь со времени аридизации внутренней части Северной Америки там началось местное усиленное видообразование, которое происходило также в области лесных формаций в отношении дериватов второго порядка (*Quercus*, *Acer*, *Rubus*, *Crataegus*), т. е. потомков, а не прямых преемников древней тургайской флоры. Такие формы, как *Liriodendron* Америки и Азии, являются прямыми обломками древнейшей флоры одной и той же флористической области и лесной зоны.

Юго-восточный Китай сам по себе не является центром развития и исходной территорией для образования третичной лесной растительности Азии и Европы. Его флора, наоборот, создалась вследствие оттеснения сюда, на юг, третичной флоры более северных частей Азии, хотя в то же время еще удержала в своем составе многочисленные элементы тропической флоры. В Китае нашли свое последнее убежище более теплолюбивые элементы тургайской флоры, точно так же, как это было в Северной Америке. Вследствие изменения климата и рельефа площадь лесов здесь постепенно сокращалась, и по горным хребтам сюда проникли с севера новейшие созидатели лесных формаций, как, например, *Picea Schrenkiana* F. et M.

Конечно, и в Китае при разнообразии условий обстановки происходят явления нового видообразования. По мнению Вильсона (Wilson, 1913, стр. 222), к западу от верховий р. Янцзы, в районе горы Омэей-шань, между растительностью вечнозеленого и листопадного типа происходит ожесточенная борьба. Лавровые, как *Lindera*, *Machilus*, *Litsaea*, отличаются богатством видов, весьма вероятно образовавшихся не так давно. В более высоких горных поясах наблюдается поразительное разнообразие листопадных форм, связанных с тургайской флорой. Расчлененность страны в отношении рельефа и вытянутость горных хребтов в меридиональном направлении являются чрезвычайно благоприятными факторами для дифференциации растительности и сохранения формаций, имеющих возможность при изменении климатических условий совершать вертикальные и горизонтальные перемещения. Целый ряд монотипных родов несомненно представляет прямые реликты третичной флоры, но в отношении родов с большим числом видов нужно признать явление нового видообразования. Еще более энергичное видообразование происходит в областях развития ксерофитной растительности, сложившейся в современном виде много позднее.

Детальный флорогенетический анализ лесной растительности юго-восточного Китая (как и вообще всей растительности этой страны) является совершенно необходимым для понимания растительности Ангариды в ее историческом развитии наряду с изучением третичной флоры Китая, которая пока известна нам лишь в отношении последней части третичного периода и то лишь из очень немногих точек (Шаньван в Шаньдуне, Хан-джо-па близ Калгана и некоторые места северо-восточного Китая).

ЛИТЕРАТУРА [1]

Байковская Т. Н. (1950). Палеоценовая флора Зейско-буреинской равнины. Вопр. палеонтол., т. I. М.—Л.

Баранов В. И. (1949). К истории лесов Волжско-Камского края. Изв. Казанск. фил. АН СССР, № 1, Казань.

Брукс К. (1952). Климаты прошлого (пер. с англ.). ИИЛ, М.

Буданцев Л. Ю. (1953). Новая находка пальмы *Sabal* в Казахстане. Докл. АН СССР, т. XCIII, № 9.

Василевская Н. Д. (1949). О полтавской ксерофитной флоре Туркмении. Докл. АН СССР, т. ХУIII, № 4.

Вахрамеев В. А. (1952). Стратиграфия и меловая флора меловых отложений Западного Казахстана. Региональная стратиграфия, I, Изд. АН СССР, М.

Воронова И. Н. (1951). Мэотическая флора юга Украины. Автореф. дисс.

Вульф Е. В. (1944). Историческая география растений. Изд. АН СССР, М.

Горбунов М. Г. (1951). О возрасте третичной флоры у с. Киреевского на Оби. Докл. АН СССР, т. XXVII, № 1.

Дементьев А. В. (1947). Геоморфологический характер бассейна р. Туртаса. Изв. Гос. Геогр. общ., т. 79, вып. I.

Ильин М. М. (1946). Некоторые итоги изучения флоры пустынь Средней Азии. Мат. по ист. флоры и раст. СССР, вып. II.

Коваль Я. М. (1935). Про нові родовища третинної флори на Україні і про вік шарів. шо ії містять. Зап. Інст. геології Харьк. Держ. унив., т. V, вып. 1.

Комаров В. Л. (1908). Введение к флорам Китая и Монголии. Тр. Имп. Бот. сада, т. XXIX, вып. 1, СПб.

Корнилова В. С. и В. В. Лавров. (1949). О находке третичной ксерофитной флоры в Тургае и ее стратиграфическом положении. Вестн. АН Каз. ССР, № 5, Алма-Ата.

Краснов А. Н. (1911). Начатки третичной флоры юга России. Тр. Общ. исп. прир. при Харьк. унив., т. X, Харьков.

Крашенинников И. М. (1946). Опыт филогенетического анализа некоторых евразиатских групп рода *Artemisia* L. в связи с особенностями палеогеографии Евразии. Мат. по ист. флоры и раст. СССР, вып. II.

Криштофович А. Н. (1915). Американский серый орех (*Juglans cinerea* L.) из пресноводных отложений Якутии. Тр. Геол. ком., нов. сер., вып. 124, Пгр.

Криштофович А. Н. (1924). Ископаемая ель из Анадырского края. Мат. по геол. Дальн. Вост., № 32, Владивосток.

(Криштофович А. Н.) Kryshtofovich A. (1929). Evolution of the Tertiary flora in Asia. New Phytol., vol. XXVIII, No. 4, London.

Криштофович А. Н. (1932). Геологический обзор стран Дальнего Востока. Изд. Геол.-разв. инст., Л.

Криштофович А. Н. (1934). Третичная флора залива Корфа на Камчатке. Тр. Д.-Вост. геол.-разв. треста, вып. 62, Владивосток.

Криштофович А. Н. (1936а). Основные пути развития флоры Азии. Уч. зап. Ленингр. Гос. унив., № 9, сер. геол.-почв., вып. 2, Л.

Криштофович А. Н. (1936б). Материалы к третичной нижнедуйской флоре Сахалина. Изв. АН СССР, сер. геол., № 5.

Криштофович А. Н. (1937). О меловой флоре Охотского побережья и Северной Камчатки. Мат. по изуч. Охотско-Колымск. края, вып. 5, М.

Криштофович А. Н. (1938). Верхнемеловые растения бассейна реки Колымы. Мат. по изуч. Колымско-Индигирск. края, вып. 15, М.

Криштофович А. Н. (1946а). Миоценовые растения из суйфунской свиты. Бот. журн., т. XXXI, № 4.

Криштофович А. Н. (1946б). Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы. Мат. по ист. флоры и раст. СССР, вып. II.

Криштофович А. Н. (1952а). Флора Райчихи — новое звено третичной флоры на Дальнем Востоке. Бот. журн., т. XXXVII, № 3.

---

[1] Ввиду кончины А. Н. Криштофовича, окончательная подготовка его статьи к печати была проведена В. М. Криштофович. При этом был учтен, в частности, выход в свет ряда работ, содержание которых было известно А. Н. Криштофовичу по рукописям, предварительным сообщениям авторов и т. п. В соответствующих случаях ссылки на эти предварительные материалы, имевшиеся в рукописях, были заменены ссылками на позднейшие развернутые публикации. *Прим. ред.*

Криштофович А. Н. (1952б). Очерк третичных отложений некоторых районов СССР в связи с их угленосностью. Сб. пам. П. И. Степанова. Изд. АН СССР, М.

Криштофович А. Н. (1953). Некоторые загадочные растения меловой флоры и их значение для филогении. Тр. ВСЕГЕИ, Сб. палеонтол. и стратигр., Л.

Криштофович А. Н. (1954). Происхождение ксерофитных растительных формаций в свете палеоботаники. Сб. «Пустыни СССР и их освоение», т. II, М.—Л.

Криштофович А. Н. (1955). Развитие ботанико-географических областей Северного полушария. Вопр. геол. Азии, т. II, М.

Криштофович А. Н. и М. И. Борсук. (1939). Миоценовые растения с р. Иртыша близ г. Тары в Западной Сибири. Пробл. палеонтол. т. V, М.—Л.

Кропоткин П. А. (1873). Отчет об Олекминско-Витимской экспедиции. Зап. Русск. геогр. общ., III, СПб.

Кутузкина Е. Ф. (1954). К третичной флоре юго-западного Тянь-Шаня. Бот. журн., т. XXXIX, № 2.

Ли Сы-гуан. (1952). Геология Китая. ИИЛ, М.

Нейбург М. Ф. (1932). О находке ствола *Cycadeoidea* в восточной Монголии. Докл. АН СССР, сер. А, № 8.

Никитин П. А. (1948). Плиоценовые флоры с р. Оби в районе Томска. Докл. АН СССР, т. XI, № 6.

Обручев В. А. (1927). Геологический обзор Сибири. Госиздат, Л.

Палибин И. В. (1932). Новые хвойные растения из неогеновых отложений Урала и Кавказа. Изв. Бот. сада, вып. 1—2, Л.

Палибин И. В. (1934). Материалы к доледниковой флоре Камчатки. Тр. Нефт. геол. развед. инст., сер. А, вып. 29. Палеоботан. сб., вып. 1, Л.

Пименова Н. В. (1939). Возраст полтавского песка в районе села Шестеринцы. Докл. АН СССР, т. XXIII, № 9.

Пояркова А. И. (1939). К изучению ископаемых флор Буреинского и Амурского Цагаяна. Юбил. сб. В. Л. Комарова. Изд. АН СССР, М.—Л.

Стефанов Б. и Д. Йорданов. (1935). Изучивания върху плиоценската растителность на Софийската равнина. Сб. Българск. Акад. наукит, клон прир.-матем., кн. XXIX, София.

Толмачев А. И. (1954). К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. Изд. АН СССР, М.—Л.

Черский И. Д. (1886). К геологии внутренней Азии. Тр. СПб. общ. естеств., т. XVII, вып. 2, СПб.

Якубовская Т. А. (1950). О новых находках сарматской флоры в Молдавии. Бот. журн., т. XXXV, № 5.

Axelrod D. I. (1939). A Miocene flora from the Western Border of the Mohave Desert. Carnegie Inst. Washington, Publ. 516.

Chaney R. (1935). The Kucha flora in relation to the physical conditions in Central Asia during the late Tertiary. Geogr. ann. Sven Hedin, 1935.

Chaney R. and Hu Hsien-hsian. (1940). A Miocene flora of Shantung, China. Paleontol. Sinica, new ser. A, No. 1. whole ser. 112.

Clements F. E. (1936). The origin of the desert Climaxe and Climate. Ess. in Geobot. in Honour of W. A. Sentchell, California.

Dorf E. (1942). Upper Cretaceous floras of the Rocky Mountain region. Carnegie Inst. Washington, Publ. 508.

Endo S. (1934). The geological Age of the Fushun Group. Proc. Imp. Acad. Tokyo, vol. X, No. 8.

Florin R. (1952). On *Metasequoia* living and fossil. Botan. Notizer, H. I. Lund.

Grabau A. (1928). Stratigraphy of China, vol. II. Peking.

Hernandez E., W. Howard Crum. etc. (1951). A unique vegetation area in Taumalipas.-Bull. Torr. Botan. Club, vol. 78, No. 6.

Hollick A. (1930). The Cretaceous flora of Alaska. US Geol. Surv. Prof. Pap. 159.

Hollick A. (1936). The Tertiary flora of Alaska. Us Geol. Surv., Prof. Pap. 182.

Koidzumi G. (1940). Shiobara Pleistocene fossil Flora. Acta Phytotax et geobot., vol. IX, No. 1.

Mädler K. (1939). Die pliozäne Flora von Frankfurt am Main. Abhandl. Senckenb. Naturforsch. Ges., Abh. 446.

Merrill E. D. (1948). A living *Metasequoia* in China. Science, vol. 107, No. 2771.

Miki S. (1937). Plant fossils from the Stegodon Beds and the Elephas Beds near Akashi. Jap. Journ. Bot., vol. VIII, No. 4, Tokyo.

Miki S. (1938). On the change of flora of Japan since the Upper Pliocene. Jap. Journ Bot., vol. IX, No. 8. Tokyo.
Miki S. (1941). On the change of flora of Eastern Asia since Tertiary period. Jap. Journ. Bot., vol. XI, Tokyo.
Miranda F. and A. J. Sharp. (1950). Characteristics of the vegetation in the central temperate region of Eastern Mexico. Ecology, vol. 31, No. 3.
Morris F. K. (1936). Central Asia in Cretaceous Time. Bull. Geol. Soc. America, vol. 17.
Reid Cl. and El. (1915). The Pliocene floras of the Dutch-Prussian border. Mededeelingen van de Rijksopsporing van Defstoffen. No. 6. Hague.
Seward A. C. (1939). The Western isles through the mists of ages. Rept. Brit. Assoc. Adv. Sci., new ser., I, No. 1.
Shikama T. (1936). On the Akasi Group (jap.) Journ. Geol. Soc. Japan, vol. 43.
Suess E. (1909). Das Antlitz der Erde. Bd. III, 1—2, Wien.
Szafer W. (1946, 1947). Flora pliocenska z Kroscienka nad Dunajcem. Czese 1—2. Rozpr. Wydzialu math.-przyr. Polskej Akad. Umiejetn., t. LXXII, No. 1, 1946, No. 2, 1947, Crakow.
Takai F. (1936). On the a new fossil Elephant from Okubomura, Akashigun Hyogo Prefecture, Japan. Proc. Imp. Acad. Japan, 12.
Weyland H. (1934). Beiträge zur Kenntnis der rheinischen Tertiärflora. Abhandl. preuss. geol. Landesanst., N. F., Hf. 161.
Wilson E. H. (1913). A Naturalist in Western China. London.

Ленинград
Ботанический институт АН СССР
1950 г.

Е. Д. ЗАКЛИНСКАЯ

ТИПЫ СПОРОВО-ПЫЛЬЦЕВЫХ СПЕКТРОВ ПАЛЕОГЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ РАЗЛИЧНЫХ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ПРОВИНЦИЙ

Третичный период характеризуется мощными морскими трансгрессиями, распространявшимися на огромные территории европейской и азиатской частей СССР. В эоцене, а затем в олигоцене морская трансгрессия охватила максимальную площадь современных континентов. Вся территория Западной Европы, юг европейской части СССР, Прикаспийская низменность, Тургайское плато и бо́льшая часть территории современных пустынь Средней Азии были скрыты под водами огромного олигоценового морского бассейна, сообщавшегося с северным океаном через Тургайский пролив (рис. 1).

В результате последующего сокращения бассейна олигоценового моря постепенно вскрывались обширные пространства суши. Уже в середине олигоцена море оставило бо́льшую часть нынешнего Казахстана и Приаралья.

В то же время юг европейской части СССР еще был занят морем, и когда на территории Северного и отчасти Южного Казахстана и Приаралья уже отлагались солоноватоводные или континентальные осадки, на юге европейской части СССР формировались мощные толщи морских отложений (средние и верхние горизонты майкопской свиты Северного Кавказа, соленовская толща нижнего Дона, майкопские слои нижней Волги и т. д.). Континентальный режим на территории Северного Казахстана установился уже окончательно с середины олигоцена, в северном Приаралье с миоцена, на юге же европейской части СССР море еще существовало и в миоцене.

Таким образом, бо́льшая часть палеогена тех районов, о которых в дальнейшем будет упоминаться, представлена морскими и солоноватоводными осадками. И только верхняя часть палеогена и неоген Казахстана и Приаралья представлены континентальными отложениями. В эоцене, по данным А. Н. Криштофовича (1941), намечались, как известно, две палеофитогеографические области (или провинции, по данным того же автора, 1955): 1) «Тургайская» — северо-восточная, с растительностью умеренных широт, которая охватывала более северную часть Азии и современную арктическую область, и 2) так называемая «Полтавская» — юго-западная, с тропической вечнозеленой растительностью покрытосеменных, с пальмами, хвойными и тропическими папоротниками. Область эта охватывала нынешнюю Западную Европу (кроме севера), начиная от Ирландии и Шотландии, южную часть Русской платформы и южную Азию в ее современных субтропических зонах.

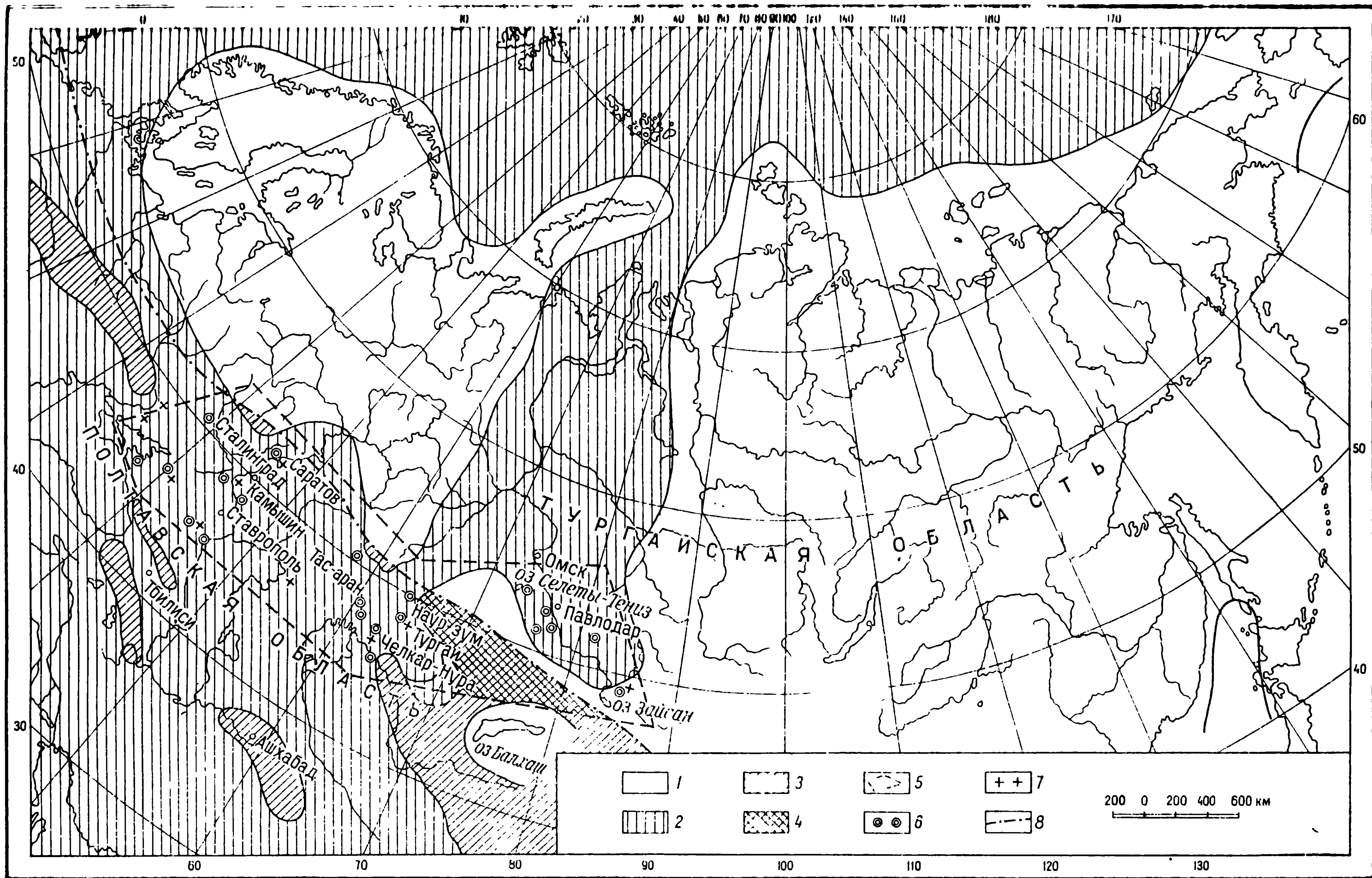


Рис. 1. Схематическое изображение Евразии в палеогеновую эпоху (по Н. С. Страхову, 1948), палеогеновые палеоботанические области (по А. Н. Криштофовичу, 1941) и расположение районов, по которым даются результаты исследования спорово-пыльцевых спектров.

1 — суша; *2* — море; *3* — тропические и субтропические флоры; *4* — флоры с участием пустынных родов и видов; *5* — район, в котором производились работы автором; *6* — пункты, в которых изучались опорные разрезы; *7* — пункты, в которых данные спорово-пыльцевого анализа известны по литературным источникам; *8* — граница Полтавской и Тургайской областей.

С точки зрения ботанико-географической и палеофлористической районы юга европейской части СССР, Приаралья и павлодарского Прииртышья (Северный Казахстан) являются чрезвычайно интересными. В настоящее время, согласно данным Е. М. Лавренко (1951), восточное Приазовье, нижний Дон, Сало-Маныческий водораздел, северо-восточное Предкавказье, сталинградское Поволжье и отчасти Среднее Поволжье, а также павлодарское Прииртышье относятся к Европейской степной области (в южных ее пределах). Северное же Приаралье целиком входит в Азиатскую пустынную область (в северных ее пределах) (рис. 2).

В эоцене все перечисленные территории находились в пограничной зоне двух ботанико-географических провинций А. Н. Криштофовича — Полтавской и Тургайской (1955). При этом юг европейской части СССР и Приаралье входили в Полтавскую провинцию, а Северный Казахстан — в Тургайскую провинцию (в южных ее пределах).

Таким образом, районы Северного Казахстана и юга европейской части СССР, ныне входящие в одну ботаническую область — Евразиатскую степную, в палеогене располагались в различных фитогеографических провинциях, и в то же время район северного Приаралья, ныне целиком принадлежащий к Азиатской пустынной области, в палеогене был связан с югом европейской части СССР, входя в Полтавскую фитогеографическую провинцию.

Следует при этом обратить внимание на распределение суши и моря в палеогене и на положение упоминаемых мною районов по отношению к Европейскому и Азиатскому материкам той эпохи. Как видно на рис. 1, ближайшие участки суши в палеогене располагались на севере и востоке по отношению к пунктам, где изучались спорово-пыльцевые спектры (Европейская платформа, острова Кавказа, материк Азии, Туркмения и Казахское нагорье). Эти участки суши в основном и были центрами «питания», если так можно выразиться, морских отложений пыльцой и спорами.

В палеогене происходило последовательное изменение климата, а также смещение границ палеогенового моря и ряд положительных и отрицательных движений земной коры. Надо полагать, что все эти явления отразились на распределении и составе растительности и на общем облике флоры, что, повидимому, привело к перемещению границ фитогеографических областей палеогена, а также к образованию иных фитогеографических провинций.

Расширение площади суши в западном направлении и усыхание обширного Тургайского моря, приведшие к исчезновению Тургайского пролива, способствовали распространению наземной растительности палеарктических, а также южноазиатских областей: из первых в основном на запад, из вторых, повидимому, на север, а возможно, отчасти также на запад.

Последующее «смешение» древнесредиземноморских, тургайских и отчасти южноазиатских флор привело к формированию новой флоры — миоценовой; умеренной мезофильной в Европе и умеренной ксерофильной в Средней Азии.

Последовательные этапы становления новой, неогеновой, флоры безусловно отразились на составе ископаемых спорово-пыльцевых спектров; при этом особенно интересно проследить пути развития этой флоры именно в тех районах, где в палеогене смыкались границы Полтавской и Тургайской провинций. Если полагать, что продвижение тургайской флоры началось в направлении с востока на запад, а затем, как полагает

Е. М. Лавренко (1951), шло также с севера на юг и что оно продолжалось в течение длительного периода, то естественно, что смена тропической эоценовой флоры на умеренную листопадную на территории Европы и Азии происходила не одновременно. Естественно также, что одновозрастные горизонты европейской и азиатской частей СССР должны содержать не идентичные спорово-пыльцевые спектры и макроскопические остатки растений.

В то же время растительные остатки, пыльца и споры, близкие по флористическому составу, могут быть обнаружены в горизонтах, различных

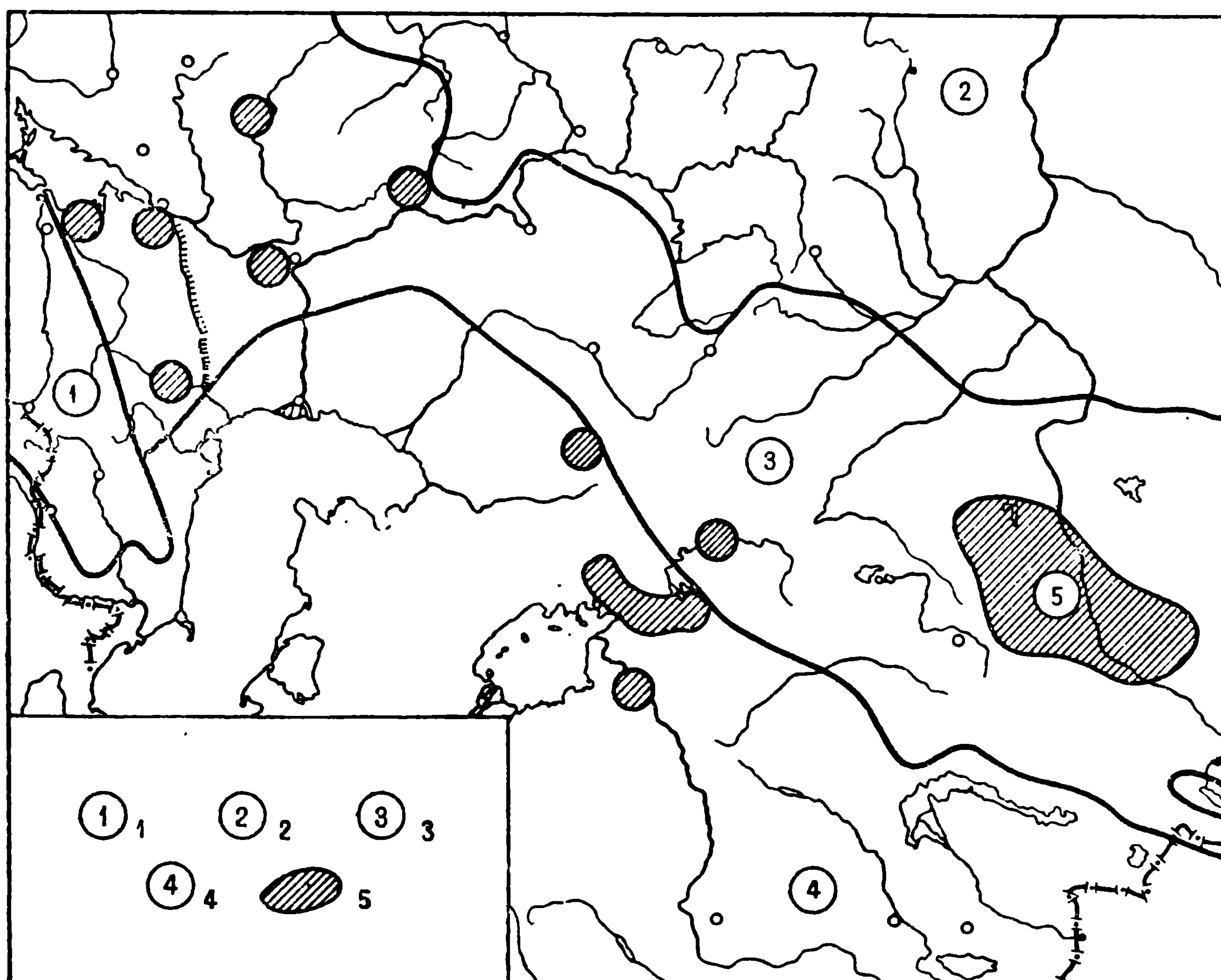


Рис. 2. Схема расположения районов работ автора по отношению к границам современных ботанико-географических областей Палеарктики (согласно схеме Е. М. Лавренко, 1951).

1 — Канаро-Средиземноморская область; 2 — Евразиатская хвойнолесная область; 3 — Евразиатская степная область; 4 — Азиатская пустынная область; 5 — районы, в которых автором были изучены спорово-пыльцевые спектры.

по своему стратиграфическому положению. Все эти обстоятельства заставляют чрезвычайно осторожно относиться к сопоставлению ископаемых спорово-пыльцевых спектров (в той же мере это относится и к макроскопическим растительным остаткам), извлеченных из отложений, вскрытых на территориях, значительно отдаленных друг от друга.

В течение 1951—1953 гг. автором изучались материалы по палеогену и отчасти неогену Северного Казахстана (в районе павлодарского Прииртышья), северного Приаралья и юга европейской части СССР. Во всех этих районах исследовались опорные разрезы, датированные как макрофауной, так и фауной фораминифер, а также отчасти данными по диатомовым водорослям и фауной млекопитающих (по определению В. Г. Морозовой, Б. П. Жижченко, А. Л. Яншина, А. П. Жузе, Е. И. Беляевой и др.).

За последние годы в печати появилось большое количество интересных работ, посвященных результатам спорово-пыльцевых исследований палеогена и неогена различных районов СССР (Гроссгейм и Гладкова, 1950, 1951; Ананова, 1952, 1954; Покровская, 1952, 1954; Лавров, 1951; Барбашинова, 1951; Чигуряева, 1951а, 1951б; Щекина, 1954; Боголепов, 1955а, 1955б, и др.), но до настоящего времени мне ещё не известны эталонные сравнительные схемы распределения спорово-пыльцевых спектров в палеогеновых и неогеновых отложениях различных районов СССР. В работах И. М. Покровской (1954) и Е. Д. Заклинской (1953а, 1953б) делается первая попытка выделить основные типы спектров (или комплексов) для одновозрастных отложений различных физико-географических областей (юг европейской части СССР, Урал, Западная Сибирь, Дальний Восток и др.).

Морские отложения, как это показала практика исследований как современных,[1] так и древних осадков, содержат обычно довольно богатую пыльцевую флору самого разнообразного состава. При этом (по аналогии с современными морскими осадками) спектры, выделенные из морских отложений, представляют собой комплекс пыльцы и спор растений, росших на обширных территориях, смываемых водами тех бассейнов, на дне которых отлагались изучаемые осадки. Прибрежные фации и солоноватоводные осадки лагунного типа содержат спектры, в которых преобладают пыльца и споры растений из различных ассоциаций, ближайших к береговой линии. Глубоководные же спектры содержат пыльцу и споры, принесенные с материка, островов и полуостровов, расположенных от места отложения исследуемых пород на самых различных расстояниях.

Естественно, что пыльцевые спектры из морских отложений не могут служить материалом для реконструкции состава растительности, но являются материалом для реконструкции характера флоры, так как представляют собой усредненные комплексные спектры целого ряда ассоциаций, расположенных на обширных и достаточно удаленных территориях. Разнообразное сочетание пыльцы различных экологических местообитаний может свидетельствовать о многообразии комплекса ассоциаций, составляющих растительный покров этих территорий. Значительные изменения в подборе компонентов спорово-пыльцевого спектра могут свидетельствовать о крупных изменениях в общей физико-географической обстановке в период формирования морских отложений.

Сопоставление данных по спорово-пыльцевым спектрам из морских, лагунных и континентальных отложений дает возможность выяснить комплекс ассоциаций, которые служили материалом для смешанных морских спектров. В этом отношении наиболее полный материал можно получить также с помощью учета данных находок макроскопических остатков растений.

Применяя флористическую характеристику спектров, возможно наметить коррелирующие группы спектров для крупных стратиграфических единиц, а также выделить характерные группы спектров, отражающих определенные этапы в истории флоры изучаемого района.

Удается выявить характерные спектры для отделов, ярусов, горизонтов. Более дробное деление может иметь лишь местное значение, так как оно основано на колебаниях в процентном соотношении отдельных компо-

[1] В 1955 г. вышла в свет работа Е. В. Кореневой, посвященная изучению современных морских отложений методом спорово-пыльцевого анализа, в которой дается схематическая карта распределения пыльцы и спор в поверхностном слое осадков Охотского моря.

нентов спектров, как это принято в расшифровке четвертичных отложений. Однако вряд ли можно уловить в морских отложениях палеогена и неогена местные изменения в составе растительности. Изменения же состава флоры в целом, конечно, найдет свое отражение в спектрах.

Следует отметить, что древние флоры были чрезвычайно богаты в видовом отношении. Спектры, полученные из неогеновых, а особенно палеогеновых отложений, содержат огромное разнообразие форм (до 300 и более видов в одном спектре). При этом повторяемость этих форм в различных спектрах зачастую бывает неравномерна. К сожалению, мы в настоящее время не располагаем еще достаточным сравнительным материалом для видового определения пыльцы и спор, и поэтому при сопоставлении спорово-пыльцевых спектров из общего комплекса определимых форм приходится прибегать к выделению следующих групп: голосеменные, покрытосеменные, споровые. Соотношение этих групп в большинстве случаев выдерживается в одновозрастных спектрах или в спектрах одного и того же флористического состава.

Из голосеменных поддаются определению все семейства, среди которых в свою очередь выделяются роды и в некоторых случаях и виды. Наиболее «определимыми» в настоящее время являются роды и виды сем. *Pinaceae*, в частности *Pinus* и *Cedrus*. В 1954 г. вышла работа В. В. Зауэр, посвященная морфологии пыльцы некоторых видов рода *Cedrus*. В 1955 г. автор настоящей статьи закончила работу о стратиграфическом значении пыльцы голосеменных из кайнозойских отложений павлодарского Прииртышья и северного Приаралья. В этой работе дана морфология большого числа видов пыльцы рода *Pinus*. За последние годы вышел в свет ряд работ, посвященных морфологии пыльцы различных видов родов *Pinus* и *Picea* (Штэпа, 1954; Erdtman, 1954, и др.).

Соотношение пыльцы представителей сем. *Ginkgoaceae*, *Araucariaceae*, *Podocarpaceae*, *Taxodiaceae*, *Pinaceae*, *Ephedraceae*, *Cupressaceae* и отдельных их родов дает флористическую характеристику периода отложения пыльцы и выдерживается на больших территориях. Среди покрытосеменных хорошо определяются сем. *Betulaceae* (*Alnus*, *Betula*, *Corylus*, *Carpinus*), *Fagaceae* (*Fagus*, *Quercus*, *Castanea*), *Juglandaceae*, *Ulmaceae*, *Tiliaceae*, *Anacardiaceae*, *Oleaceae*, *Buxaceae*, *Myrtaceae*, *Magnoliaceae*, *Lauraceae*, *Sapindaceae*, *Sterculiaceae*, *Palmae*; *Liliaceae*, *Zygophyllaceae*, *Nyctaginaceae*, *Cactaceae*, *Capparidaceae*, *Umbelliferae*, *Chenopodiaceae*, *Leguminosae*, *Compositae* (*Artemisia*), *Cramineae*, неопределенные двудольные типа *Leguminosae*, споры субтропических папоротников, а также мхов и папоротников умеренных широт. Ископаемые споры травянистых и древовидных папоротников, мхов и плаунов обычно определяются в пределах семейства, но в отдельных случаях удается довести определение до рода и даже вида.

Преобладание выделенных групп или сочетание преобладающих групп, появление отдельных представителей из этих групп или полное отсутствие их делают возможным получить представление о характере флоры, давшей эти спектры.

Как будет видно из анализа спорово-пыльцевых спектров палеогеновых отложений целого ряда районов, изменения в составе спектров значительны на различных стратиграфических уровнях.

Крупные климатические изменения, тектонические явления, изменения конфигурации береговой линии — все это тотчас же отражается на составе спорово-пыльцевого спектра.

Вопросом, интересующим нас в данное время, является возможность сопоставления одновозрастных отложений, вскрытых на территориях, значительно удаленных друг от друга и находящихся в палеогене в различных ландшафтных зонах и в различных фитогеографических областях и провинциях. Попытка эта сделана на основании сравнительно небольшого, но датированного фауной материала. На рис. 3, 4, 5, 6 приводятся спектры юга европейской части СССР, характеризующие фитогеографические области: Азово-Кубанскую впадину, Сало-Манычский водораздел, Северный Кавказ, сталинградское Поволжье.

Палеоцен—эоцен[1] — флора тропическая, влажная. Покрытосеменные преобладают над голосеменными. Много папоротниковых. Голосеменные представлены в основном кипарисовыми, в значительном количестве имеются *Podocarpus* (2—3 вида), *Cedrus* (несколько видов). Покрытосеменные отмечены вечнозелеными формами с обилием лавров.

В сем. *Fagaceae* главное положение занимает род *Castanea*.[2] Много водорослей типа *Coccolytae*.

Эоцен[3] — флора полтавская — тропическая (?). Спектры лесные, покрытосеменные преобладают над голосеменными. Голосеменные представлены преимущественно *Podocarpus*, *Cedrus*, *Cupressaceae* и *Taxodiaceae* (в основном род *Sciadopitys*). В некоторых случаях довольно большой процент сосен различных секций. Единично — *Ephedra*. Покрытосеменные еще в большей мере представлены вечнозелеными формами с лаврами, главным образом спектры влажных тропиков или субтропиков (в западных районах). В восточных районах спектры характеризуют аридизацию климата, что сказывается на появлении пыльцы *Ephedra*, *Chenopodiaceae* и *Zygophyllaceae*.

Олигоцен нижний — флора полтавская с примесью тургайских форм. Спектры субтропические лесные. Голосеменные преобладают над покрытосеменными. Среди голосеменных преобладают различные виды рода *Pinus*, небольшое, но поддающееся подсчету количество *Picea*, значительно снижается участие *Podocarpus* и *Cedrus*, а также *Cupressaceae*. Появляется в довольно больших количествах *Taxodium distichum* Rich.

Среди покрытосеменных еще довольно значительное количество вечнозеленых субтропических форм с *Palmae*, *Myrtaceae*, *Lauraceae* и пр. Появляется значительное количество *Betulaceae* (в основном *Alnus* и *Betula*). Сем. *Fagaceae* представлено преимущественно родом *Quercus* (несколько видов). Небольшая примесь *Tilia*, *Acer*, *Carpinus* и др. Встречаются водоросли типа *Hystrychosphaera* и споры экзотических папоротников.

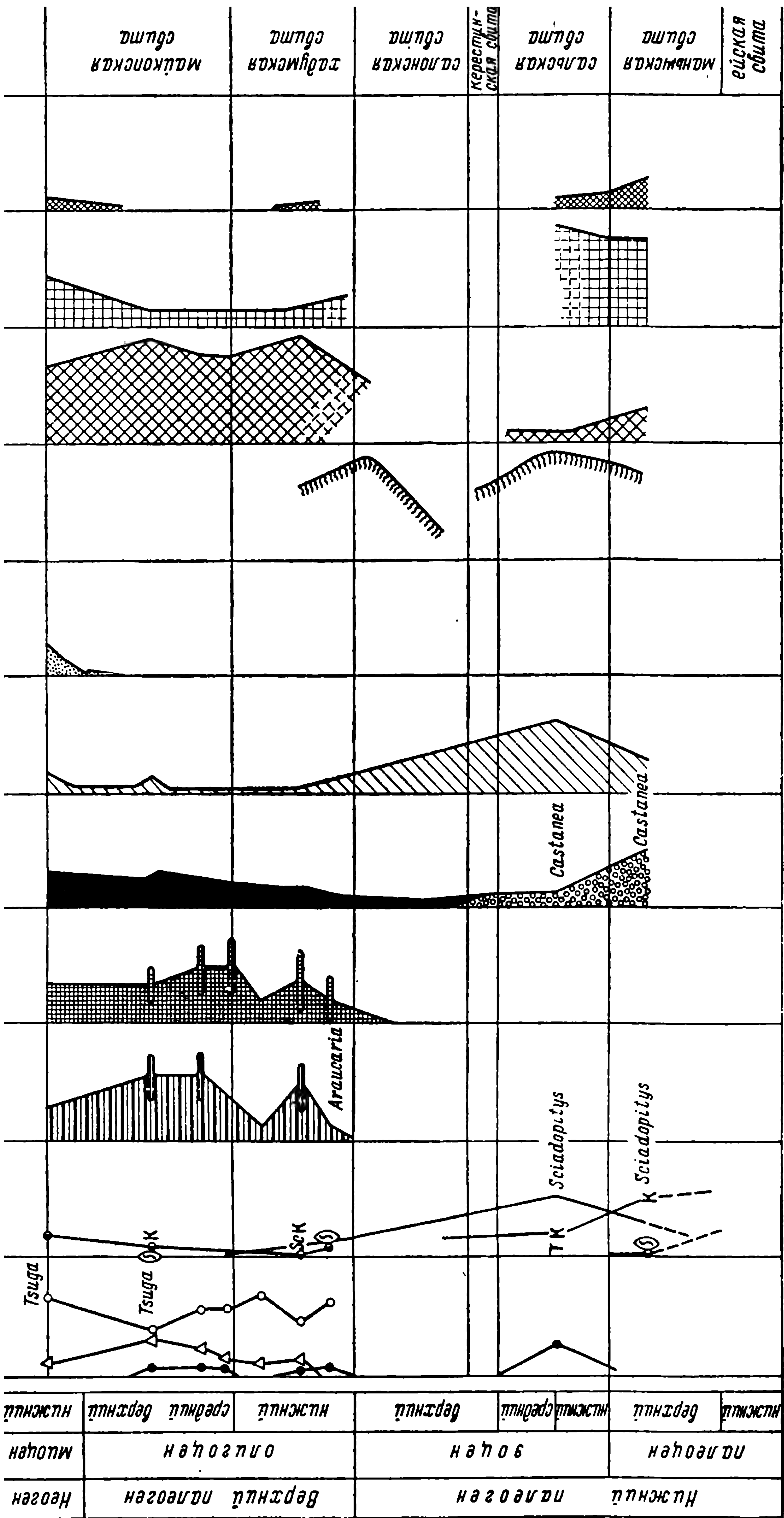
[1] Флора Камышина и опок сызранского яруса.

[2] Более вероятно — вымерший род, близкий к каштану, *Dryophyllum*, широко распространенный в древнепалеогеновых отложениях области, тогда как остатков собственно каштана здесь неизвестно. (*Ред.*).

[3] Флора сызранских опок и Бадхыза.

Рис. 3. Схематическое изображение состава спорово-пыльцевых спектров третичных отложений Азово-Кубанской впадины (свиты даны по схеме В. Г. Морозовой, неопубликованные данные). Латинские названия семейств и родов, обозначенные в графах вне зависимости от кривых, обозначают приуроченность этих родов к данным стратиграфическим уровням.

1 — *Cedrus*; *2* — *Pinus*; *3* — *Picea*; *4* — *Podocarpus*; *5* — *Cupressaceae*; *6* — *Sciadopitys*; *7* — *Ginkgoaceae-Cycadaceae*; *8* — *Taxodium* и *Taxodiaceae*; *9* — *Betulaceae*; *10* — *Fagaceae*, *Ulmaceae*, *Juglandaceae* и др.; *11* — *Castanea* (?); *12* — субтропические вечнозеленые ксерофиты; *13* — *Palmae*; *14* — травы и кустарнички пустынных ассоциаций; *15* — травы суммарно; *16* — голосеменные; *17* — споровые (папоротники, мхи и плауны); *18* — покрытосеменные; *19* — водоросли типа *Hystrychosphaera* (Defl.); *20* — колебания в процентном содержании; *21* — данные по небольшому числу пыльцевых зерен.



Условные обозначения к рис. 3—10:

● 1 ○ 2 △ 3 ● 4 К 5 Sc 6 ⓢ 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21

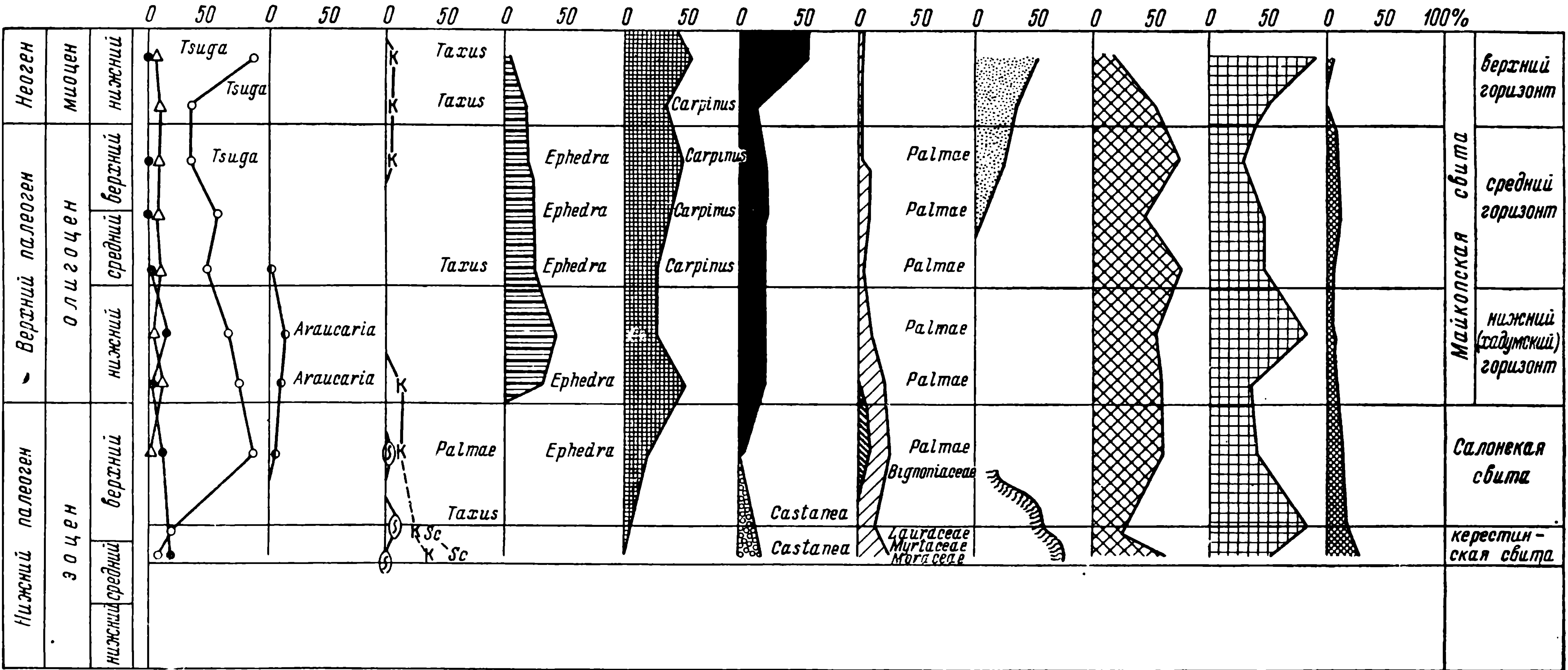


Рис. 4. Схематическое изображение состава спорово-пыльцевых спектров третичных отложений в районе Сало-Манычского водораздела (названия свит даны по неопубликованным данным В. Г. Морозовой).

Обозначения те же, что и на рис. 3.

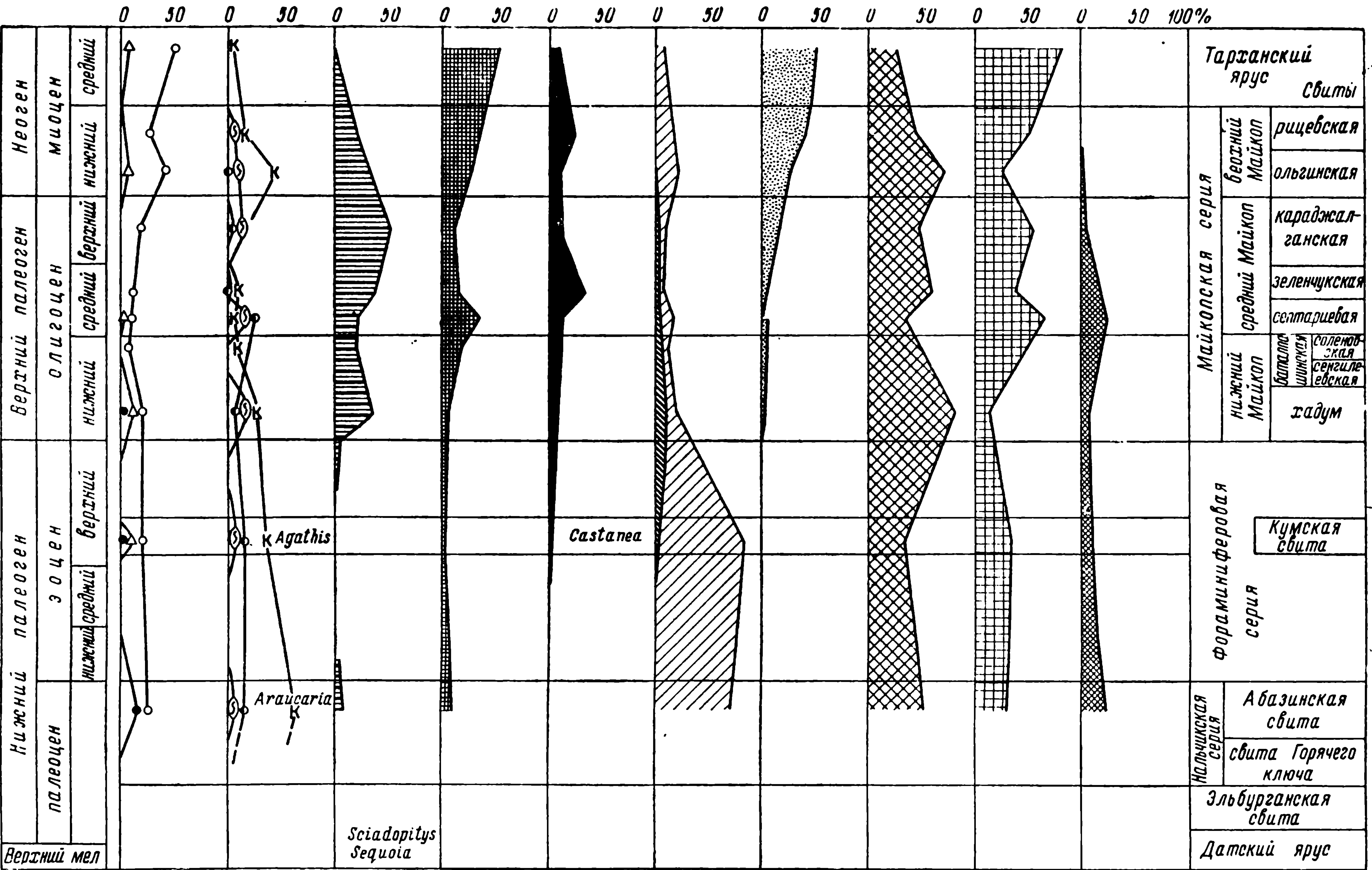


Рис. 5. Схематическое изображение состава спорово-пыльцевых спектров третичных отложений северного Предкавказья (свиты даны по словесным данным Б. П. Жижченко).

Обозначения те же, что и на рис. 3.

Олигоцен средний — флора тургайская с примесью полтавской. Спектры лесные субтропические или умеренные с примесью субтропических форм. Голосеменные преобладают над покрытосеменными. Голосеменные представлены главным образом родом *Pinus* различных секций и родом *Taxodium*. Некоторое участие принимает род *Cedrus*. Единично встречаются зерна *Podocarpus*. Содержание *Picea* значительно увеличивается. В верхних горизонтах появляется пыльца *Tsuga* и очень много (до 60%) пыльцы *Taxodium*. Среди покрытосеменных преобладают сем. *Betulaceae, Fagacea* (в основном род *Quercus*),[1] *Juglandaceae*, *Ulmaceae*. Широколиственные ассоциации развиты широко. В самых верхних горизонтах появляется пыльца травянистых растений, иногда примесь пыльцы кустарничков полупустынь. Среди субтропических жестколистных форм значительное участие *Myrtaceae*, небольшая примесь *Buxaceae*, *Lauraceae* и др. Спор небольшое количество.

Олигоцен верхний — флора, смешанная из умеренных элементов полтавской и тургайской флор. Голосеменные либо преобладают над покрытосеменными, либо в равных количествах. Но одновременно увеличивается участие покрытосеменных относительно спектров нижнего олигоцена. Среди голосеменных преобладает род *Pinus* различных секций. *Podocarpus* не встречен. *Cedrus* присутствует в виде единичных зерен. Содержание *Taxodium* сильно снижается. Увеличивается количество *Tsuga*.

Среди покрытосеменных увеличивается количество пыльцы растений мезофильных широколиственных лесов с *Quercus*, *Tilia*, *Ulmus*, *Acer*, *Fagus*, *Liquidambar* и *Carpinus*.

Сем. *Betulaceae* либо в тех же пропорциях, что и в среднем олигоцене, либо немного больше. Вечнозеленые и жестколистные формы встречаются единично. Количество пыльцы трав сильно возрастает. Спектры резко отличны от эоценовых.

Миоцен нижний. Спектры умеренной лесной флоры. Примесь более теплолюбивых форм ничтожна. Покрытосеменных больше, чем голосеменных, но и голосеменных значительное количество.

Голосеменные представлены в основном родом *Pinus*, пыльца которого преобладает над другими родами. Много *Tsuga* и *Picea*; содержание *Taxodium* значительно снижается. Среди покрытосеменных преобладают *Betulaceae* и широколиственные тургайского типа с *Quercus*, *Ulmus*, *Acer*, *Tilia*, *Fagus*, *Carpinus*. *Juglandaceae* в некоторых спектрах больше, в некоторых меньше. Пыльцы трав больше, чем в предыдущих спектрах.

В общей сложности спектры относятся по типу к южной части Европейской провинции, выделяемой И. М. Покровской (1954).

Совершенно особняком стоят спорово-пыльцевые спектры Приаралья и южной части некоторых участков Тургайской впадины (Наурзум). Эти спектры (рис. 7, 8), к сожалению, не охватывают всей толщи палеогеновых отложений Приаралья, но выделены из опорных разрезов морского эоцена и олигоцена и представляют значительный интерес для познания происхождения сухостепной флоры современной Азиатской пустынной области.

Эоцен (верх нижнего и средний). Спектры тропические, лесные. Покрытосеменные преобладают над голосеменными. Спор незначительная примесь.

Среди голосеменных преобладает род *Pinus* различных секций со значительной примесью *Podocarpaceae*. В южнотургайских спектрах значи-

[1] По данным П. А. Мчедлишвили (1955), почти все виды дубов среднего олигоцена относятся к жестколистным.

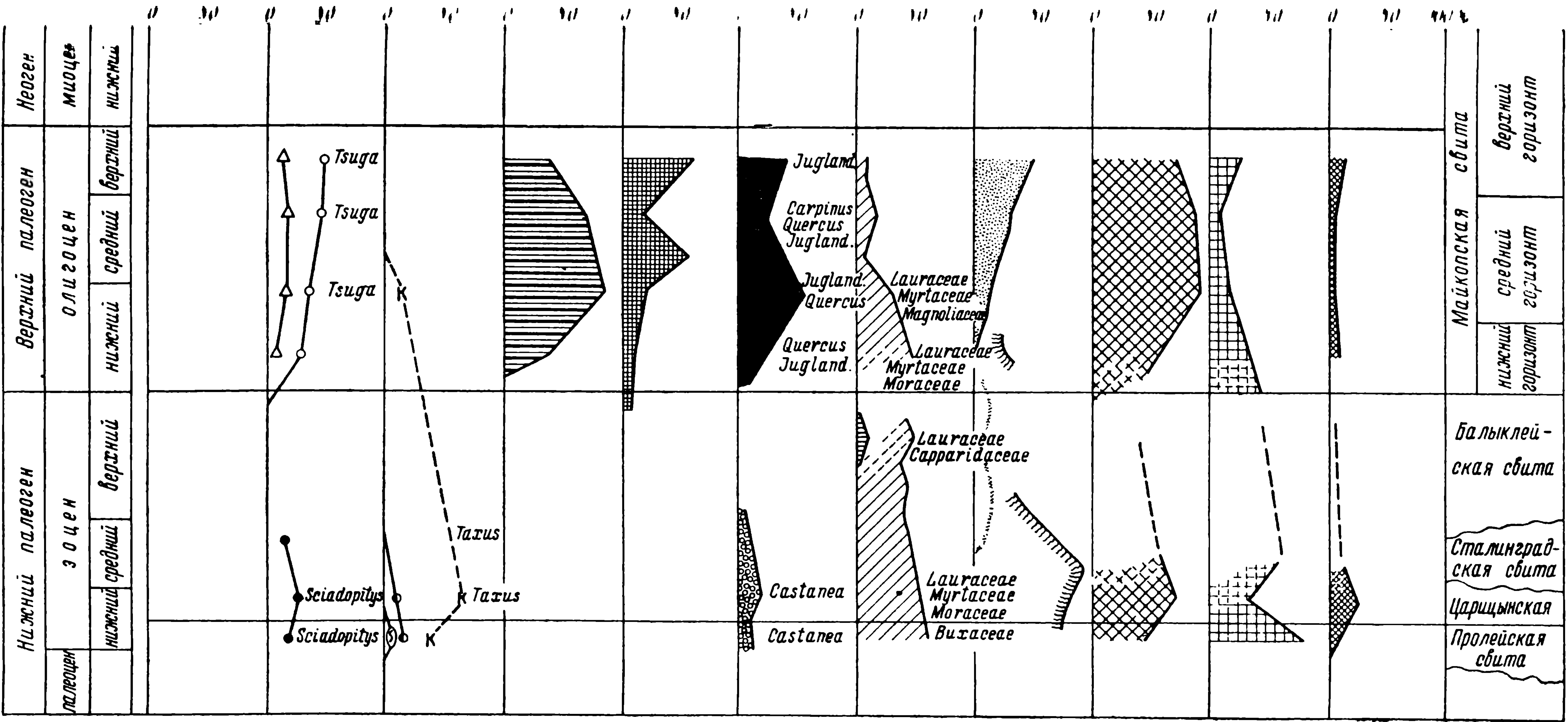


Рис. 6. Схематическое изображение состава спорово-пыльцевых спектров третичных отложений Нижнего Поволжья (свиты даны по неопубликованным данным В. Г. Морозовой).

Обозначения те же, что и на рис. 3.

тельное количество пыльцы *Cedrus*, принадлежащей различным видам, распространенным только в нижнем палеогене.

Среди пыльцы покрытосеменных преобладают жестколистные формы с *Myrtaceae, Buxaceae, Moraceae* и с примесью *Lauraceae*. Встречаются *Proteaceae*. *Fagaceae* почти нацело представлены типом *Castanea* (по мнению А. Н. Криштофовича, вероятно, вымершим родом *Dryophyllum*).

Единично встречается *Juglans* (влияние Тургайской области). В верхних отделах разреза появляются представители пустынной флоры с *Cactaceae* (?), в том числе *Opuntia* (?), *Zygophyllaceae* (род *Nitraria*), *Nyctaginaceae*, *Leguminosae* (типа *Alhagi*) и *Umbelliferae*, повидимому род *Ferula*. Очень большое количество пыльцы из сем. *Leguminosae*, неопределимой до рода из-за отсутствия справочного материала.

Эоцен верхний — флора Ер-ойлан-дуз (?) с *Myrtaceae* и *Proteaceae*. Спектры тропические, лесные и безлесные. Покрытосеменные преобладают над голосеменными.

Голосеменные представлены преимущественно родом *Pinus* и большим количеством *Podocarpaceae* и *Cupressaceae* с небольшой примесью *Cedrus*. Покрытосеменные в основном представлены жестколистной флорой с обильным участием «пустынников», среди которых встречены *Cactaceae* (в том числе *Opuntia*), *Incarvillea*, *Zygophyllaceae* и др. Содержание «пустынников» доходит до 40% от общего количества сосчитанных зерен. Пыльца широколиственных пород с жестколистными дубами в незначительной примеси.

В самой верхней части верхнего эоцена почти нацело исчезают представители пустынной флоры, появляются единичные зерна *Taxodium* (влияние Тургайской мезофильной области).

Олигоцен нижний. Спектры субтропические лесные. Покрытосеменные преобладают над голосеменными, но голосеменных значительно больше, чем в предыдущих спектрах. Среди голосеменных преобладает род *Pinus* со значительной примесью *Cedrus*, *Podocarpus*, *Cupressaceae* и *Taxodium* (смешение древнесредиземноморских и тургайских флор).

Среди покрытосеменных значительно преобладают вечнозеленые и жестколистные формы с *Rhus*, *Cotinus, Myrtaceae, Moraceae*, *Lauraceae*. Встречаются протейные. Комплекс широколиственных пород обогащается различными видами *Quercus*. Появляются различные роды *Juglandaceae*, *Ulmaceae* и *Betulaceae*.

Олигоцен средний. Фауна индрикотерия. Спектры умеренные, флора лесная с обилием широколиственных пород, с некоторой примесью таксодиума, с большой примесью в нижних горизонтах ксерофитов (*Rhus*, *Ephedra*, *Chenopodiaceae*, *Artemisia*). Широколиственные породы представлены главным образом сем. *Juglandaceae* (*Juglans*, *Pterocarya*) и *Ulmaceae*.

Миоцен нижний (с фауной млекопитающих). Спектры умеренные саванного (?) типа. Большое количество пыльцы разнообразных травянистых, одновременно встречается пыльца широколиственных пород умеренного типа. Много *Betulaceae*, меньше *Acer*, *Tilia*, *Carpinus*.

Спектры двух перечисленных территорий свидетельствуют о значительном влиянии южных азиатских пустынных центров и о раннем зарождении пустынных формаций.

С п е к т р ы С е в е р н о г о К а з а х с т а н а (павлодарское Прииртышье). Мел—палеоцен. Тургайская фитогеографическая провинция (рис. 9). Спектры тропические лесные, голосеменные и покрытосеменные

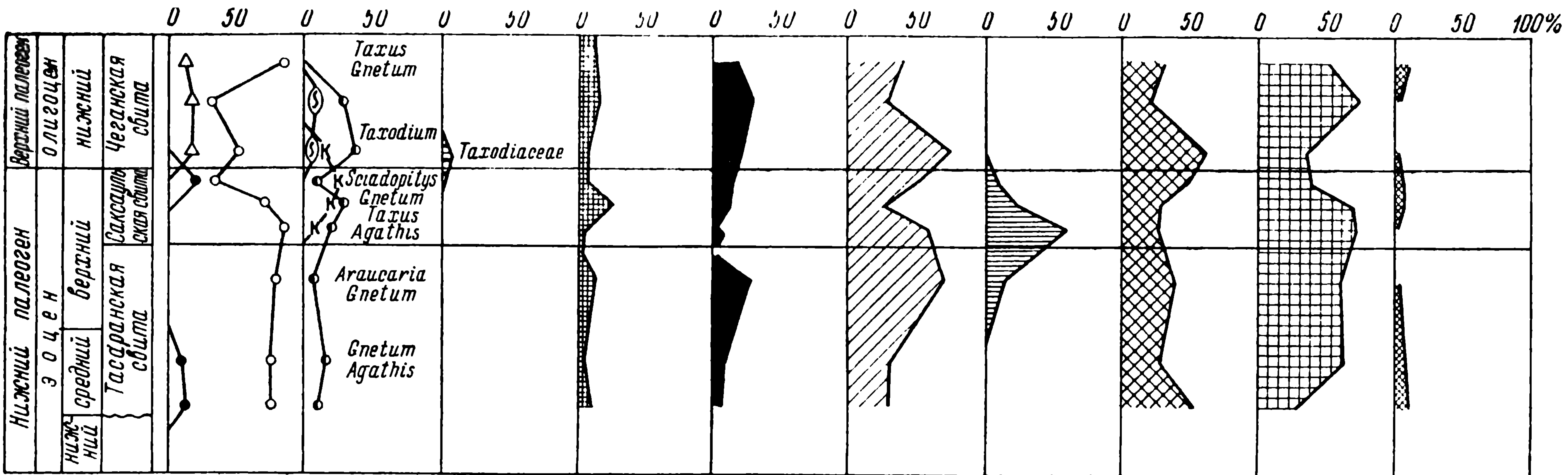


Рис. 7. Схематическое изображение состава спорово-пыльцевых спектров третичных отложений северного Приаралья (названия свит даны по схеме А. Л. Яншина, 1954).
Обозначения те же, что и на рис. 3.

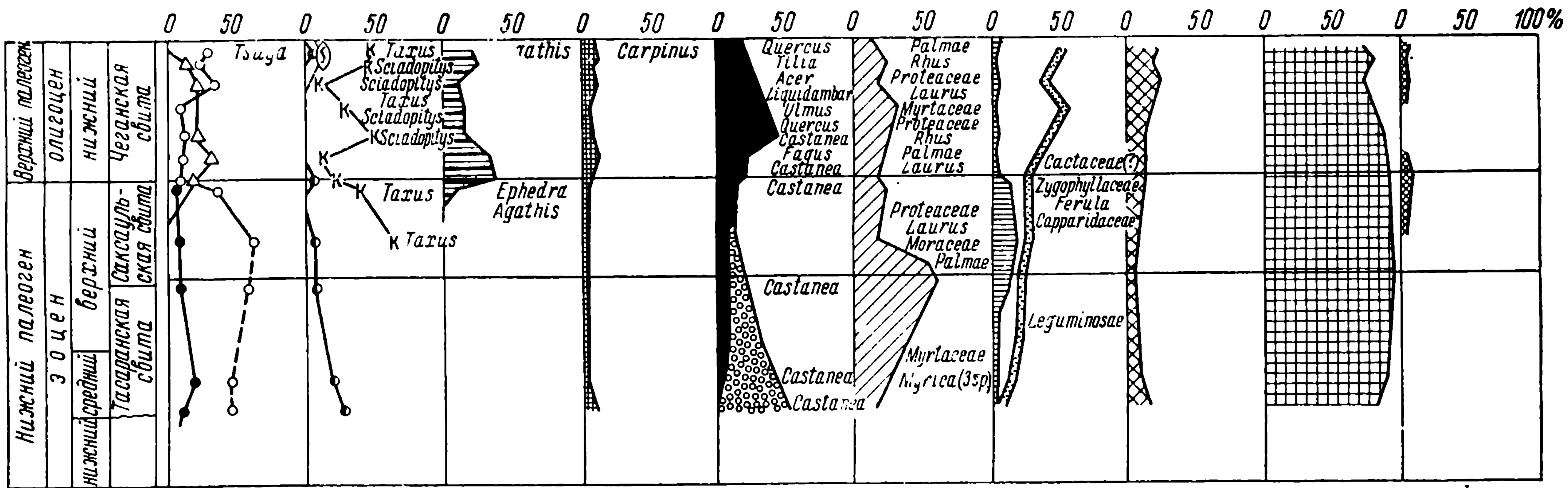


Рис. 8. Схематическое изображение состава спорово-пыльцевых спектров третичных отложений южной части Тургайского прогиба (названия свит даны по схеме А. Л. Яншина, 1954).
Обозначения те же, что и на рис. 3.

в равных количествах, много спор древовидных папоротников с *Dicksonia, Aneimia, Ceratopteris, Gleichenia.*

Среди голосеменных преобладают *Cupressaceae, Podocarpaceae, Cedrus* (3 вида), *Picea* и *Pinus* различных секций (в примеси). Покрытосеменные в основном представлены жестколистными и вечнозелеными формами, среди которых преобладают *Myrtaceae, Magnoliaceae, Lauraceae. Fagaceae* представлены пыльцой типа *Castanea* (?). Спектры по составу близки к эоценовым юга европейской части СССР.

Эоцен (средний). Флора тропическая или субтропическая с обилием покрытосеменных и споровых растений.

Голосеменные в подчинении и представлены теми же видами, что и в предыдущем ярусе. В верхних горизонтах единично встречаются клетки водорослей типа *Hystrychosphaera.*

Эоцен верхний. Спектры тропические с примесью субтропических и умеренных флор. Покрытосеменные преобладают над голосеменными.

Голосеменные представлены *Cupressaceae, Podocarpaceae, Picea, Pinus* и *Cedrus* (несколько видов). Единично встречается пыльца *Taxodiumites* (f. nov. pollen.).

Из покрытосеменных главным образом обнаружены жестколистные формы с *Rhus, Palmae, Lauraceae, Moraceae, Myrtaceae, Buxaceae* и др.

Присутствует пыльца «пустынников», отмечена находка одного пыльцевого зерна *Welwitschia* и встречаются также различные виды *Ephedra, Chenopodiaceae.* Одновременно уже имеется небольшое количество пыльцы *Betulaceae* и единичные пыльцевые зерна широколиственных пород (*Juglandaceae, Fagaceae, Liquidambar* и пр.).

Спектры имеют чрезвычайно своеобразный облик, являясь смешением тропических полтавских и умеренных тургайских флор. Влияние последних улавливается по присутствию широколиственных пород мезофильного комплекса, а также по наличию *Taxodium* и *Picea* (раннее появление).

Одновременно встречаются клетки водорослей типа *Hystrychosphaera,* находки которых, так же как и присутствие одинаковых видов пыльцы голосеменных, позволяют эти спектры сопоставлять с эоценовыми спектрами юга европейской части СССР.

Олигоцен нижний. Спектры субтропические лесные. Покрытосеменные преобладают над голосеменными. Голосеменные представлены в основном *Taxodiaceae (Taxodium distichum* Rich.), *Cupressaceae* с большим участием рода *Pinus* различных секций. Примесь *Podocarpus* и *Cedrus* незначительна. Встречается *Gnetum (Gnetumites)* и *Taxus* (2 вида).

Среди покрытосеменных значительное место принадлежит семействам *Betulaceae, Fagaceae, Juglandaceae* и пр. Жестколистных и вечнозеленых форм много, жестколистные (*Rhus, Cotinus, Morus, Maclura, Sapindaceae* и др.) преобладают.

Спектры с большим участием тургайской умеренной зоны, но заметно некоторое наличие и средиземноморского комплекса. В общем, спектры переходного типа от эоценовых к типичным олигоценовым.

Олигоцен средний. Спектры умеренные лесные с большой примесью травянистых растений. Голосеменные в подчинении или в равных количествах с покрытосеменными. Среди голосеменных в нижних (стратиграфически) спектрах преобладает сосна различных секций, но еще довольно большое количество *Taxodium,* а *Cedrus* и *Podocarpus* встречаются единично.

Покрытосеменные представлены преимущественно листопадным комплексом. Имеется примесь «пустынников», *Proteaceae,* трав и кустарников

Рис. 9. Схематическое изображение состава спорово-пыльцевых спектров третичных отложений павлодарского Прииртышья (названия свит даны по схеме К. В. Никифоровой, 1953).

Обозначения те же, что и на рис. 3.

из сем. *Leguminosae, Umbelliferae* и пр. Встречается пыльца *Palmae.* Находки отпечатков *Palmae* из рода *Sabal* отмечаются в Казахстане Л. Ю. Буданцевым (1954).

Олигоцен верхний. Спектры умеренные, лесных и открытых ассоциаций. Примесь жестколистных и субтропических флор ничтожна. Покрытосеменные сильно преобладают над голосеменными. Голосеменные представлены *Pinus*, *Picea*, *Cupressaceae*, *Tsuga*, *Ephedra*, *Gnetum* (?), покрытосеменные — в нижних горизонтах древесными из сем. *Betulaceae* (много *Betula* и *Alnus*), *Fagaceae*, *Ulmaceae* и других, а в верхних отделах травянистыми формами с *Chenopodiaceae*, *Artemisia*, *Gramineae*, *Leguminosae*, *Labiatae, Plumbaginaceae* и пр.

Миоцен нижний. Флора умеренная лесная и саванновая. Покрытосеменные преобладают над голосеменными. Пыльцы трав больше, чем пыльцы древесных. Древесные представлены широколиственными породами с примесью мелколистных (*Betulaceae, Salicaceae* и др.). Пыльцевая флора обычно бедная и данные разрозненные. Среди хвойных преобладают кипарисовые. Встречается *Taxus* и *Ephedra.*

Спектры, извлеченные из отложений в районе Прииртышья, имеют смешанный облик, так как в составе их постоянно присутствуют представители древнесредиземноморских флор в примеси к мезофильным тургайским.

Изучение североказахстанских опорных разрезов в районе павлодарского Прииртышья дает нам возможность говорить о том, что элементы современной евразиатской степной флоры появились на территории Северного Казахстана значительно раньше, чем это можно было полагать по находкам отпечатков листьев. Уже в среднем олигоцене в спектрах континентальных отложений встречено большое количество пыльцы травянистых ксерофитов.

ВЫВОДЫ

Проанализировав, таким образом, все типы спектров, выделенных из опорных разрезов юга европейской части СССР, Приаралья и Северного Казахстана, следует дать общую характеристику палеогеновых спектров этих, по сути дела смежных, районов в смысле положения их по отношению к границам палеогеновых фитогеографических и современных ботанических областей (Лавренко, 1951). Выделенные спектры палеогена можно объединить в три флористически различные основные группы (рис. 10).

1. Нижнепалеогеновые спектры, характеризующиеся тропической или субтропической флорой, с обилием ксероморфных флор на востоке и вечнозеленых флор на западе, с голосеменными из родов *Podocarpus, Cedrus, Araucaria*, представителями сем. *Cupressaceae* и *Taxodiaceae* (роды *Sciadopitys*, *Sequoia),* сем. *Pinaceae* с родами *Cedrus* и *Pinus* (второй из них в западных спектрах почти всегда отсутствует) и сем. *Fagaceae*, представленного типом *Castanea* (возможно, *Dryophyllum*). Мезофильные флоры почти полностью отсутствуют.

Среди этой группы выделяются спектры приаральские и южнотургайские с большим количеством пыльцы представителей пустынных флор в верхних горизонтах эоцена.

С североказахстанскими спектрами (павлодарское Прииртышье) приаральские спектры имеют много общего как по присутствию пыльцы растений, приуроченных к пустынным местообитаниям, так и по раннему появлению примеси мезофильных флор.

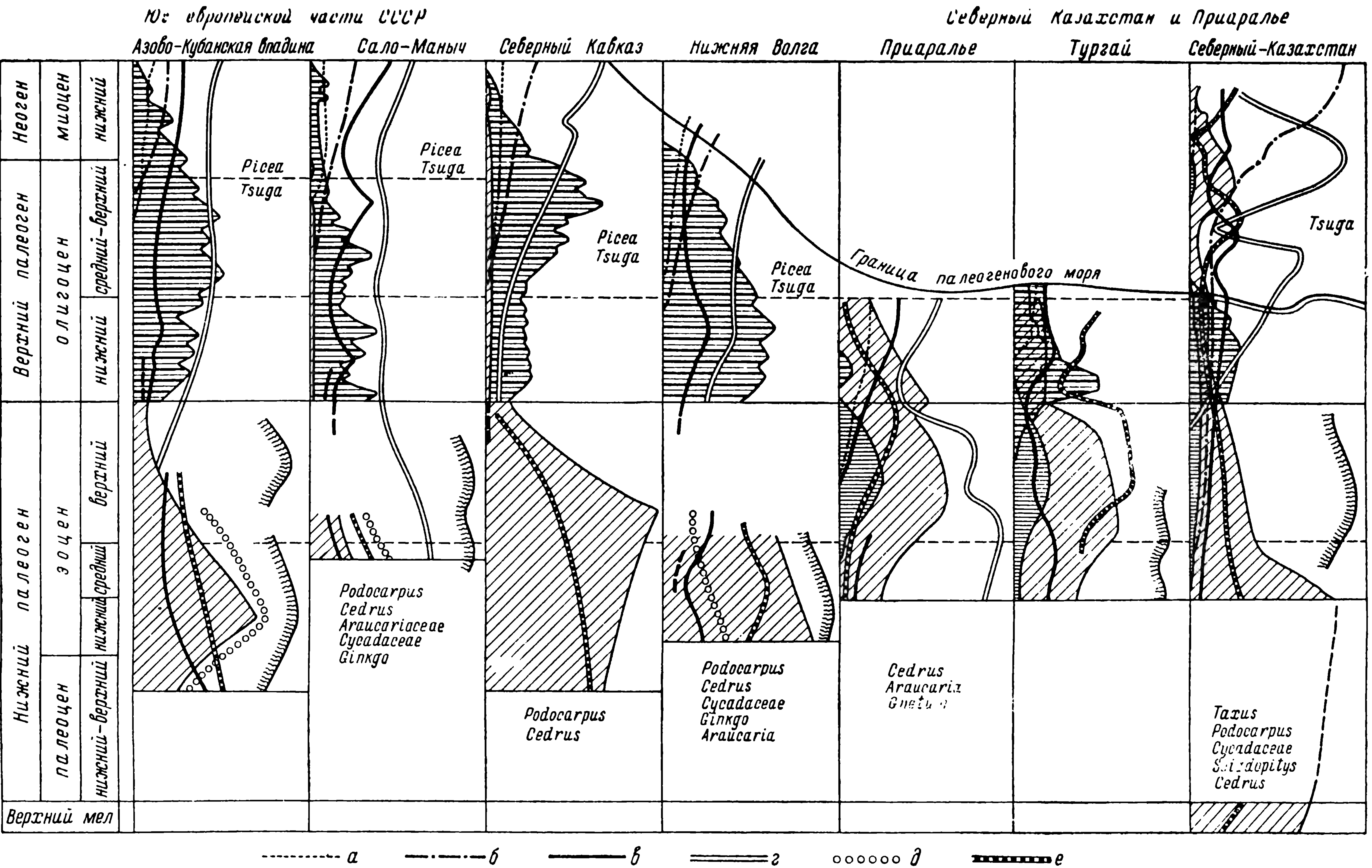


Рис. 10. Схема сопоставления спорово-пыльцевых спектров из одновозрастных свит третичных отложений различных районов юга европейской части СССР, Тургая, северного Приаралья и Казахстана.

а — ель; *б* — травы; *в* — широколиственные древесные породы; *г* — род **Pinus**, суммарно; *д* — **Sciadopitys**; *е* — **Cupressaceae**. Прочие обозначения те же, что и на рис. 3. Латинские названия семейств и родов, обозначенные в графах вне зависимости от кривых, обозначают приуроченность их к определенным стратиграфическим уровням.

Невольно напрашивается объяснение этого явления тем, что, располагаясь в различных географических областях палеогена, районы эти были приурочены одновременно к восточному и западному берегам одной и той же «киргизской суши» (Казахское нагорье) общего палеогенового моря.

2. Спектры нижнего олигоцена представляют относительно мезофильную флору, в той или иной мере обогащенную остатками вечнозеленых или жестколистных древних флор (в зависимости от того, восточные это или западные спектры). Эта группа спектров выделяется большим участием пыльцы *Taxodium*.

3. Спектры среднего и верхнего олигоцена. Эта группа спектров не может быть объединенной для всех районов, так как средний олигоцен уже характеризуется континентальным режимом для Приаралья, южного Тургая и Северного Казахстана и морским — для юга европейской части СССР.

Спектры среднего и верхнего олигоцена европейской части СССР выявляют развивающуюся мезофильную флору «тургайского» облика, спектры же среднего и верхнего олигоцена Казахстана — постепенно угасающую под влиянием общего осушения климата и наступающего опустынивания и остепнения территории тургайскую мезофильную флору.

4. Четвертая группа спектров — миоценовая — имеет еще больше различий, показывая для юга европейской части СССР расцвет тургайской мезофильной флоры, а для юго-восточных районов затухание ее в еще большей степени. Это выразилось в развитии галерейных или островных лесов при наличии обширных территорий с открытыми ландшафтами, хотя севернее, в Сибири, по палеоботаническим данным, полное господство имеет широколиственная растительность с участием хвойных (*Metasequoia* и др.).

5. В миоплиоцене и гиппарионовая фауна Иртыша и спорово-пыльцевые данные, а также находка отпечатков ксерофитных растений указывают на то, что лесная растительность уже была окончательно вытеснена с территории Приаралья и Северного Казахстана (в районе Павлодарского Прииртышья). Юг же европейской части СССР, подвергавшийся неоднократным трансгрессиям моря, еще в плиоцене был не лишен древесной растительности, имевшей в своем составе много реликтовых видов олигоценовой флоры. [1]

ЛИТЕРАТУРА

Ананова Е. Н. (1952). Новые данные о сарматской растительности в низовье Днепра. Бот. журн., т. XXXVII, № 2.

Ананова Е. Н. (1954). Новые данные о флоре и растительности в плиоцене. Докл. АН СССР, т. 96, № 3.

Байковская Т. Н. (1950). Пальма в миоценовых отложениях Дагестана. Бот. журн., т. XXXV, № 1.

Барбашинова В. И. (1951). Микропалеоботанические остатки в мезозойских и кайнозойских отложениях Тургая. Изв. АН Каз. ССР, сер. геолог., вып. 13, Алма-Ата.

Бойцова Е. П., Е. А. Мазина, Е. М. Михайлов, Н. К. Овечкин. (1955). Геология ю.-з. части Тургайского прогиба. Тр. ВСЕГЕИ, нов. сер., т. 5, М.—Л.

Боголепов В. К. (1955а). К вопросу об этапах развития третичной растительности в приангарской части Енисейского кряжа. Докл. АН СССР, т. 100, № 5, Палеонтология.

[1] Палеоботанические данные указывают, что на западе Причерноморья с конца миоцена и особенно с мэотического века господство получили открытые пространства на водоразделах, тогда как в долинах существовали древесные заросли типа плавней или галерейных лесов, хотя это было, вероятно, не повсеместным явлением. *(Ред.).*

Боголепов К. В. (1955б). Новые данные о третичных отложениях Енисейского кряжа. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., отд. геолог., т. 33 (1).
Боголепов К. В. и П. А. Попов. (1955). О возрасте бокситов Енисейского кряжа. Докл. АН СССР, т. 100, № 1, Геология.
Буданцев Л. Ю. (1954). Находка третичной флоры в Северном Казахстане. Докл. АН СССР, т. 85, № 3, Палеонтология.
Гроссгейм В. А. и А. Н. Гладков. (1950). Новые данные о строении суши караганского времени восточной части Кавказа. Докл. АН СССР, нов. сер., т. 73, № 1.
Гроссгейм В. А. и А. Н. Гладков. (1951). Результаты изучения пыльцы и спор в хадумских и майкопских слоях восточного Предкавказья. Докл. АН СССР, т. 80, № 5, нов. сер., Геология.
Заклинская Е. Д. (1953а). К вопросу об основных этапах в развитии кайнозойской флоры юга Европейской части СССР на основании данных спорово-пыльцевого анализа. Докл. АН СССР, т. 89, № 5, Геология.
Заклинская Е. Д. (1953б). Материалы к истории флоры и растительности Северного Казахстана в районе Павлодарского Прииртышья. Тр. Инст. геолог. наук АН СССР, вып. 141, геолог. сер. (№ 58), М.
Заклинская Е. Д. (1953в). Спорово-пыльцевые спектры эоценовых отложений Северного Приаралья. Докл. АН СССР, т. 92, вып. 6.
Зауер В. В. (1954). Ископаемые виды рода *Cedrus* и их значение для стратиграфии континентальных отложений. Тр. ВСЕГЕИ, Мат. по палинол., сб. статей, М.
Коренева Е. В. (1955). Изучение современных морских отложений методом спорово-пыльцевого анализа. Тр. Инст. океанол. АН СССР, т. 13, М.
Коровин Е. П. (1939). Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Изд. БИН АН СССР, Ташкент.
Криштофович А. Н. (1941). Палеоботаника. Госгеологиздат, М.
Криштофович А. Н. (1955). Развитие ботанико-географических областей северного полушария с начала третичного периода. В кн.: Вопросы геологии Азии, т. 2, Изд. АН СССР, М.
Лавренко Е. М. (1951). Возраст ботанических областей Евразии. Изв. АН СССР, сер. геогр., № 2.
Лавров В. В. (1951). О единой стратиграфической схеме для континентальных третичных отложений Приаралья, Тургая и юга Западной Сибири. Вестн. АН Каз. СССР, № 1 (70), Алма-Ата.
Мчедлишвили П. А. (1955). Биостратиграфическое значение ископаемых третичных флор для разработки унифицированной шкалы Крымско-Кавказской области. Тез. докл. Совещ. по разраб. унифиц. шкалы третичн. отлож. Крымско-Кавказской обл. Инст. геологии АН Аз. ССР, Баку.
Никифорова К. В. (1953). Геология и палеонтология Северного и Центрального Казахстана. Тр. Инст. геолог. наук АН СССР, сер. геол., вып. 141 (№ 58), М.
Покровская И. М. (1952). Результаты изучения спорово-пыльцевых комплексов майкопских отложений. Тр. ВСЕГЕИ. Стратигр. и палеонтол., сб. статей, М.—Л.
Покровская И. М. (1954). Основные этапы в развитии растительности на территории СССР в третичное время. Бот. журн., т. XXXIX.
Страхов Н. С. (1948). Основы исторической геологии. Госгеолиздат, М.
Чигуряева А. А. (1948). К зайсанской третичной флоре Ашутаса. Докл. АН СССР, т. 61, № 2.
Чигуряева А. А. (1951а). К ископаемой третичной флоре и растительности Приаралья. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., нов. сер., от. геол., т. 36, вып. 5.
Чигуряева А. А. (1951б). О эоценовой флоре южной Эмбы. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., нов. сер., отд. геол., т. 36, вып. 5.
Штэпа И. С. (1954). К вопросу изучения пыльцы кавказских сосен и ели. Сообщ. АН Груз. ССР, т. 15, № 3, Тбилиси.
Щекина Н. О. (1954). Материалы до вивченя тортонской флоры (средни миоцея) Львивской области. Бот. журн. АН УССР, т. XI, № 3, Харьків.
Яншин А. Л. (1954). Геология Северного Приаралья. Изд. Моск. общ. испыт. природы.
Erdtman G. (1954). Some remarks on terms, diagnoses, classification and methods in palinology. Svensk Bot. tidskr., Bd. 48, Hf. 2.

Москва
Геологический институт
АН СССР

И. М. КРАШЕНИННИКОВ

РОЛЬ И ЗНАЧЕНИЕ АНГАРСКОГО ФЛОРИСТИЧЕСКОГО ЦЕНТРА В ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОМ РАЗВИТИИ ОСНОВНЫХ ЕВРАЗИАТСКИХ ГРУПП ПОЛЫНЕЙ ПОДРОДА *EUARTEMISIA*[1]

В опубликованном нами «Опыте филогенетического анализа некоторых евразиатских групп рода *Artemisia* в связи с особенностями палеогеографии Евразии» (Крашенинников, 1946) были разобраны главные черты, которые, по нашим представлениям, являются существенно важными в филогенетическом развитии рода *Artemisia* L. Проделанный при этом последовательный систематический разбор евразиатских представителей подрода *Dracunculus*, а также некоторых естественных групп подрода *Euartemisia* показал довольно ясно, каким образом и по каким направлениям в смысле морфологической изменчивости, экологической приуроченности, выработки тех или иных биологических типов жизненных форм протекали процессы видообразования. Установленные на конкретных примерах определенные закономерности последнего иллюстрировали, с нашей точки зрения, большое значение, особенно для первоначальных этапов видовой дифференциации рода *Artemisia*, территории восточной Азии. Здесь на обширных пространствах, преимущественно в средних и высоких широтах, и в наше время наблюдается заметная концентрация видов или же целых видовых комплексов, которые можно рассматривать как относительно древние, давно наметившиеся и более или менее длительное время самостоятельно развивавшиеся. Вместе с тем многие из этих групп филогенетически следует поставить в качестве анцестральных или даже исходных, впоследствии при дальнейшем расселении и последующей видовой дифференциации положивших начало новым систематическим циклам и сериям. Те и другие нередко в силу своеобразия палеогеографического развития Евразии в дальнейшем оказывались поставленными в совершенно новую экологическую обстановку, более или менее далекую от исходной, и, таким образом, получили соответствующие импульсы для выработки особых, в частности глубоко специализированных, типов. В том же нашем «Опыте филогенетического анализа» была сделана попытка проследить для определенных систематических групп полыней, как именно (когда, где и какими путями) процессы специализации сочетались с теми процессами разнообразной морфологической редукции, которые, как уже раньше показали Холл и Клементс (Hall and Clements, 1923) в своей обстоятельной монографии североамериканских полыней, характерны для многих групп рода *Artemisia*. При этом как общий вывод были высказаны в разных частях того же «Опыта филогенетического анализа» предположения, подкрепленные соответствующими фактическими иллюстрациями при аналитических разборах отдельных

[1] Статья И. М. Крашенинникова публикуется в том виде, в каком она была оформлена автором в 1947 г. *Прим. ред.*



ИППОЛИТ МИХАЙЛОВИЧ КРАШЕНИННИКОВ.
(1884—1947).

групп, что названные два процесса формообразования (специализация и морфологическая редукция) можно рассматривать в значении ведущих, направляющих и в конечном итоге обусловивших в значительной мере ныне наблюдающееся большое морфологическое разнообразие полыней. Крупное значение можно также придавать хорошо выраженной у многих форм способности к быстрой адаптации, позволяющей им относительно легко перестраивать свои морфологические и биологические особенности. Благодаря этому обеспечивается во многих случаях возможность быстро осваивать новые местообитания, иногда уже с сильно измененными экологическими условиями, часто резко отличными от первоначальных. В конечном итоге, можно думать, создавались предпосылки, стимулировавшие возможность дальнейшего расселения, ведущего к росту большей экологической приспособляемости, а потом и к расширению общего ареала среди определенных систематических групп.

Указанные закономерности прослеживались неоднократно для отдельных стволов общего генеалогического дерева рода *Artemisia* применительно к уже разработанным нами видовым циклам и сериям. Новые, еще более выразительные примеры в этих отношениях будут приведены в нижеследующих разборах подрода *Euartemisia*.

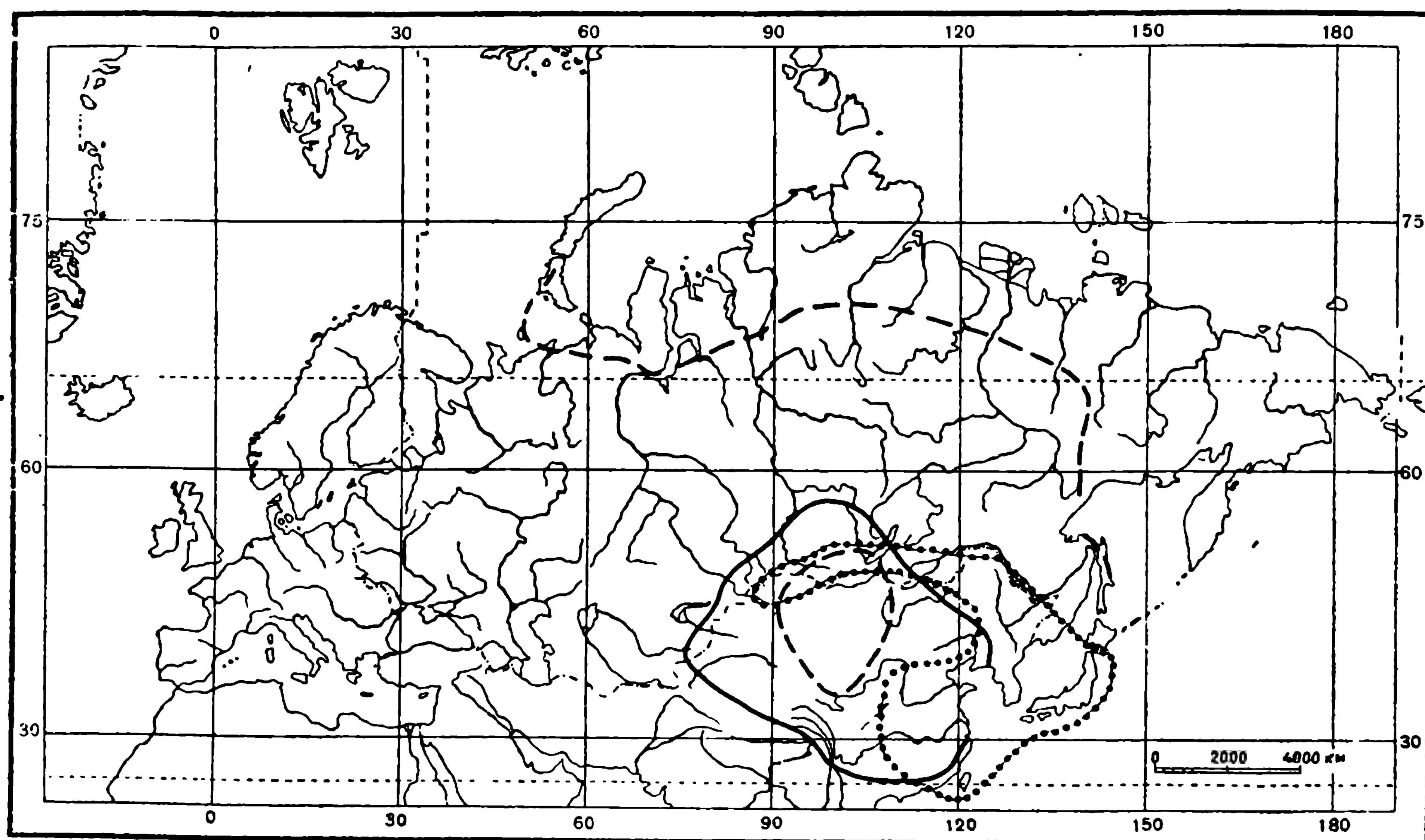
Ранее уже высказывались соображения, по которым мы принимаем за исходные для рода *Artemisia* определенные группы травянистых многолетников подрода *Euartemisia*. Из числа их наиболее удовлетворяющими этим условиям мы склонны считать в первую очередь лесные и луговые типы выделенной еще Ридбергом (Rydberg, 1916) первоначально для Северной Америки группы, которую мы, дополняя формами, установленными для Азии Пампанини (Pampanini, 1927), принимаем как особый цикл *Vulgares* Rydb.

Сохранившиеся до сих пор его наиболее древние и вместе с тем наименее переработанные разнообразные виды, по нашему мнению, и ныне еще продолжают населять некоторые районы горного Китая и Японии. Уже в пределах этого цикла намечаются самостоятельные линии развития, весьма часто заметно систематически преобразованные, с новыми признаками, которые естественнее всего считать вторичными и обычно приуроченными к особым, нередко сильно обособленным морфологическим типам, произрастающим в особых экологических условиях. Сюда мы думаем относить виды цикла, связанные тесно с ксерофитной степной, арктической или альпийской растительностью. Если последние три категории форм, кроме того еще вместе со многими определенно специализированными типами цикла *Vulgares* в Северной Америке, могут прежде всего рассматриваться в значении производных, вторичных, то во многих лесных и луговых видах цикла *Vulgares* восточной Азии (карта 1), обычно со следами менее сильной ксерофилизации, весьма вероятно следует видеть формы, наиболее приближающиеся к тем прототипам рода, которые заселяли Голарктику третичного времени, являясь здесь элементами тургайской лесной флоры. Видимо, с другими элементами той же тургайской флоры было связано дальнейшее обособление новых морфологических и биологических типов рода *Artemisia*, развивавшихся в какой-то мере параллельно с последующими преобразованиями растительности средних и высоких широт Евразии, особенно ее восточных секторов, где вообще палеографическое развитие совершалось более сложно и разнообразно.

В «Опыте филогенетического анализа» мы уже имели случай отметить, что современная видовая концентрация цикла *Vulgares* совершенно опре-

деленно приурочена в Евразии к выделенному нами особому «китайско-японскому центру происхождения и морфологического разнообразия полыней», который, как известно, приблизительно в тех же географических границах имеет большое значение вообще для развития многих групп антофитов бореальной флоры Евразии.

Три следующих выделенных нами центра — «ангарский», «центральноазиатский» и «среднеазиатский» — выступают каждый с своей стороны как весьма важные секторы Евразии, на территории которых мы должны предположить происходившую также весьма длительное время выработку еще более резко специализированных типов подрода *Euartemisia* (кар-

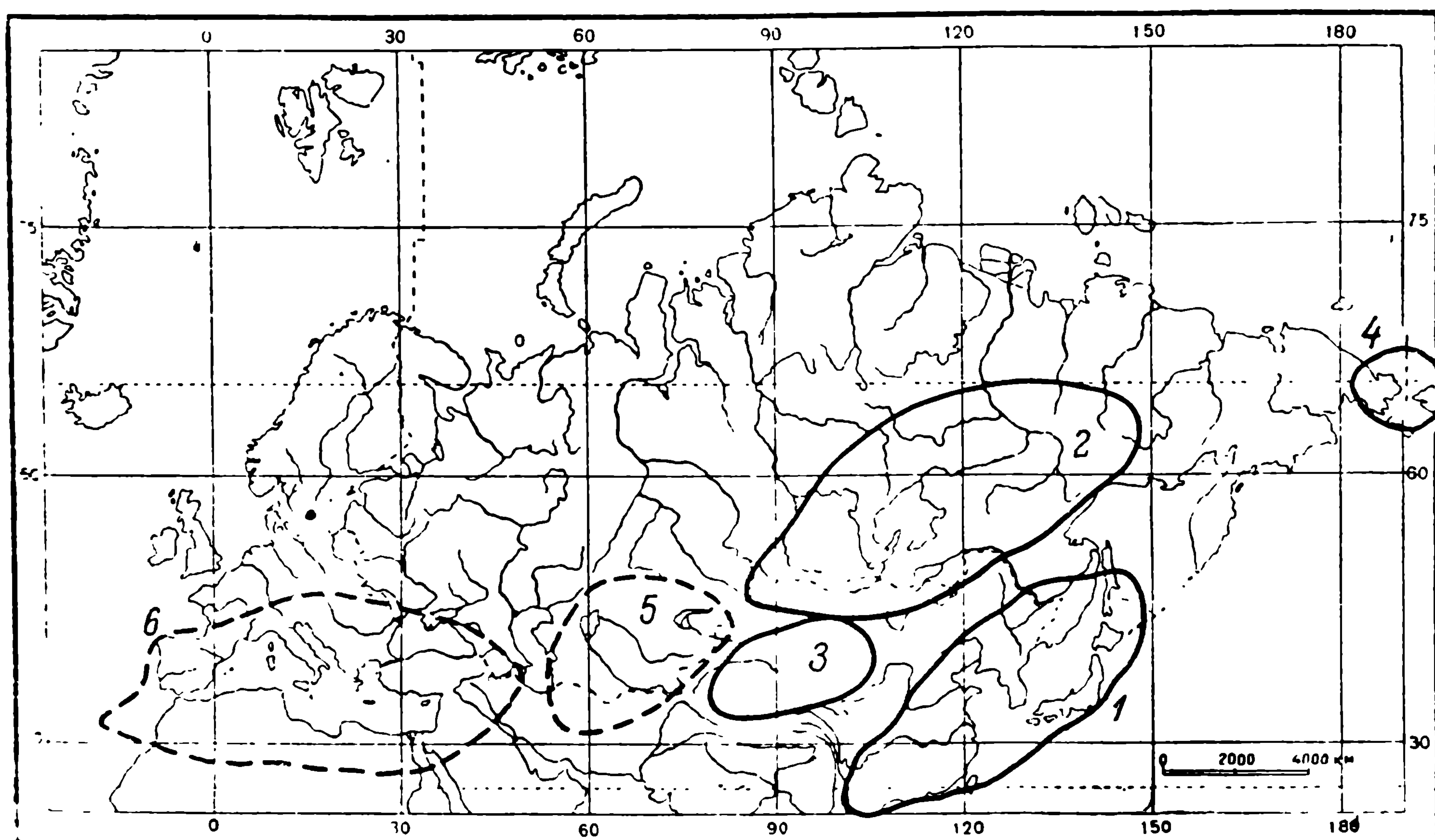


Карта 1. Подгруппы рода *Artemisia* L. цикла *Vulgares* группы *Septentrionales*.
1 — подгруппа *Mongolicae* Pamp.; 2 — подгруппа *Leucophyllae* Pamp.; 3 — подгруппа *Lavandulaefoliae* Pamp.

та 2). В них отражены весьма разнообразные проявления формообразования и видообразования, в целом охватывающие вновь возникающие морфологические типы, которые в дополнение к хорошо выраженным в цикле *Vulgares* жизненным формам травянистых многолетников (гемикриптофитов) создавали еще весьма разнородные типы полукустарников (хамефитов). Кроме того, они создавали типы травянистых одно-двухлетников (монокарпиков), в целом с весьма большим диапазоном морфологической изменчивости и принадлежностью к очень различным типам растительности почти всего северного полушария.

Судя по заметной концентрации в восточной Азии, кроме представителей цикла *Vulgares*, также еще ряда видов из других систематических групп полыней, которые можно рассматривать в значении относительно древних, есть основание думать, что дифференциация внутри рода *Artemisia*, в частности среди его отдельных крупных систематических подразделений (подродов и циклов), началась относительно давно, вероятно вместе с дифференциацией современной бореальной флоры из более древней

тургайской. Нужно думать, что именно здесь, на обширных пространствах материка восточной Азии обособлялись во флоре травянистых многолетников наиболее примитивные полыни (*Artemisia*) из мезофитных типов *Anthemideae—Chrysantheminae*, вероятно систематически близких к некоторым группам рода *Tanacetum* s. l. Уже в первоначальных этапах, видимо достаточно быстро, в какой-то мере вместе с расчленением первоначальной древней лесной растительности при формировании уже других типов, в некоторых случаях достаточно сильно отличающихся (например, ксерофилизированной степной, криофильной высокогорной, луговой, в той или иной мере галофитной растительности), исторически нередко гетерохрон-



Карта 2. Центры развития рода *Artemisia* L. в Евразии.
— китайско-японский; *2* — ангарский; *3* — центральноазиатский; *4* — берингийский; *5* — среднеазиатский; *6* — европейский.

но при общем расширении ареала рода происходило обособление подродов, циклов и новых видовых серий.

Их характеризуют прежде всего, как показывает фактический материал, довольно богатые сочетания своеобразных морфологических и биологических признаков, не менее разнообразные условия роста и развития, обычно при сохранении большого общего полиморфизма и весьма часто слабой отмежеванности отдельных видов. В нашем «Опыте филогенетического анализа» мы уже неоднократно имели случай показать, каким образом наиболее естественно, взяв в основу филогенетических построений подрода *Euartemisia* наиболее примитивный среди всех его групп цикл *Vulgares*, выводить из предковых форм последнего в качестве производных типов травянистых многолетников: 1) цикл *Heterophyllae* (группу бореально-лесных, бореально-степных, альпийско-луговых, равнинно-луговых и солончаковых видов Евразии) и 2) цикл *Polyanthae* (группу аркто-альпийских и частью субарктических видов), расселенных в общем циркумполярно в некоторых районах не только Старого, но и Нового Света.

Дальнейшие филогенетические построения в подроде *Euartemisia* привели нас к необходимости наметить следующую ступень бореализации в виде цикла *Hyperboreae*, представляющего дальнейшую иллюстрацию типа травянистых многолетников уже с хорошо выраженными чертами морфологической редукции и ясной специализации в составе аркто-альпийских и узко арктических видов, расселенных в северо-восточной Азии с прилежащими высокоширотными районами северо-западной Америки.

Уже приведенный раньше материал дает право для утверждения, что в целом для систематически вполне естественных групп *Euartemisia* в объеме названных циклов ясно выступают следующие закономерности: 1) наибольшие разнообразие и численность видов обнаруживаются в восточной Азии, к востоку от 90° в. д. Особенно резко это проявляется в цикле *Vulgares*, где, видимо, наиболее древние лесные и луговые типы, выступая как автохтонные элементы местной флоры, характеризуются большим видовым полиморфизмом; 2) при изучении постепенного распространения отдельных видов, особенно при анализе исторических взаимоотношений, в ряде случаев без труда устанавливается, что наиболее примитивные, исходные для той или иной естественной группы (цикла) типы в процессах расселения (освоения новых экологических условий существования), входя в состав новых типов растительности, так или иначе перестраивают свою морфологию и биологические особенности. Все это в конце концов ведет к выработке особых, в той или иной степени специализированных видов или даже сериальных комплексов; 3) как правило, при этом наблюдается определенная, различно выраженная морфологическая редукция, затрагивающая те или иные органы. Конкретные примеры сказанного были уже даны при соответствующих разборах названных циклов в цитированном «Опыте филогенетического анализа».

Переходя теперь к последовательному разбору аналогичных же явлений в группах полукустарников подрода *Euartemisia*, мы находим новые, еще более разнообразно морфологически и биологически выраженные примеры формообразования. Главной ареной его развития являются территории с более благоприятным в отношении солнечного тепла и радиации климатом, хотя отдельные группы этого подрода продолжают еще развиваться в суровой обстановке высоких широт или высокогорий. Кроме более или менее сильного одревеснения надземных многолетних побегов, для многих видов этих групп очень характерным признаком является густое, нередко войлочное опушение из длинных белых волосков. В других случаях оно сопровождается или полностью сменяется большим развитием сидячих, точечных или длинных головчатых железок, придающих сильную ароматичность растениям. Эти черты ксероморфизма обычно дополняются другими морфологическими признаками, которые следует объяснять аналогичным же образом. Мы имеем в виду обычно наблюдающиеся во многих группах процессы развития в направлении разнообразно выраженной редукции листьев, соцветия и других важных вегетативных признаков.

Сюда нужно также прибавить исторически весьма интенсивно протекавшую выработку всякого рода специализированных типов, видимо достаточно хорошо приспособлявшихся к менявшимся экологическим условиям при завоевании новых территорий. Вместе с тем систематический анализ показывает, что особенности палеогеографического развития определенных частей Евразии нередко ставили близко родственные звенья многих групп в условия, весьма далекие от первоначальных фаз их развития. Таким образом, например, некоторые циклы, начинаясь как лесные

или луговые типы, далее развертывались в серии литофилов с теми или иными чертами ксероморфизма. Во многих случаях палеогеографическая трансформация приводила к возможности формирования близко родственных видов, которые по характеру современной экологии нужно рассматривать или как ореоксерофиты вообще (формы горных степей, сильно инсолируемых сухих каменистых склонов), или как узкие криоксерофиты (сухие местообитания высокогорных областей в альпийском и субальпийском поясах и некоторых районах субарктики северо-востока Азии).

Цикл *Euabrotani*. В обширных группах полукустарников подрода *Euartemisia* наиболее близким филогенетически к уже разобранному в нашем «Опыте филогенетического анализа» циклу *Heterophyllae* следует считать выделяемый здесь цикл *Euabrotani*. Диапазон его морфологической изменчивости, равно как общая область распространения, весьма обширны. Составляющие его виды распространены преимущественно в средних широтах Евразии: на востоке от западной окраины области Пацифики, на западе до горных районов Западной Европы и северо-западной Африки, в целом с небольшими перерывами через всю Евразию. И в смысле экологической приуроченности отдельных видов цикла замечается такая же широта расселения. Кроме чисто лесных видов, здесь нередки нагорно-ксерофитные, степные, солончаковые, луговые и обитатели высокогорных областей. Большой интерес представляет тот факт, что один вид, который можно отнести к той же серии, свойствен уже южному полушарию и населяет горные районы южной Африки.

При значительной морфологической изменчивости отдельных видов цикла *Mediterraneae* в общем все они объединяются известной общностью морфологического типа, позволяющей видеть в них довольно естественную группу, систематически единую и в некоторых признаках отчетливо обособленную. В целом перед нами невысокие или даже низкие полукустарнички (15, 50, 100 см высотой), почти всегда с заметным одревеснением многолетних и нижней части однолетних вверх направленных побегов, с мелко и сложно перисторассеченными листьями, голыми или войлочными, обычно с хорошо развитым развесистым соцветием, составленным мелкими или средней величины корзинками.

Филогенетически наиболее древними формами цикла *Euabrotani* считаем те, которые населяют горную восточную Азию, исходя из того, что здесь, именно в районах бассейна нижнего Амура, обитает особая серия *Transitoriae* Krasch., действительно по ряду характерных морфологических особенностей представляющая как бы переход к дальневосточным формам цикла *Heterophyllae*. В самом деле, отдельные сборы выделяемого нами в серии *Transitoriae* единственного вида — *A. medioxima* Krasch. не без основания определялись в гербариях опытными систематиками (например, К. Максимовичем, С. Коржинским, В. Комаровым) как *A. latifolia* Ldb., или как *A. laciniata* W., или как *A. sacrorum* Ldb.[1] Отдельные морфологические черты, общие названным трем видам, здесь в какой-то мере могут быть найдены. Однако весь комплекс специфических для *A. medioxima* Krasch. признаков все же особый, заставляющий думать, что в данном случае перед нами морфологическая изменчивость имеет характер «промежуточный», «средний» между теми видами, которые мы присоединяем к циклу *Heterophyllae*, и частью теми, которые ниже причисляются

[1] Можно думать, что название Ледебура объясняется старым указанием автора «Флоры Сибири» Гмелина, который говорит об употреблении этого растения сибирскими татарами при огненных жертвоприношениях в честь дьявола (Gmelin, 1749).

к циклу *Euabrotani*; особенно если иметь в виду весьма сложный комплекс форм, относимых в литературе и гербариях со времен работ Ледебура большинством русских флористов к типу *A. sacrorum* Ldb. В понятие этого последнего вида обычно вливают многочисленные мелкие формы, расселявшиеся в довольно разнородных экологических условиях на территории восточной Азии, главным образом как литофилы горных районов.

Кроме того, в своей (неоднократно цитированной нами в «Опыте филогенетического анализа») большой сводке азиатских полыней Пампанини (Pampanini, 1927), значительно расширяя наше представление о виде *A. sacrorum* Ldb., присоединяет сюда только в качестве мелкой формы *A. vestita* Wall., описанную как вполне самостоятельный вид из районов Гималаев. В общем, по мнению Пампанини, можно насчитывать свыше 20 близко родственных второстепенных форм полыней восточной Азии, которые следует рассматривать в качестве второстепенных видоизменений коллективного вида *A. sacrorum* Ldb. Хотя самая тесная систематическая близость всех сконцентрированных Пампанини под этим видовым названием форм и разновидностей несомненна, все же, по нашим представлениям, можно выделить не менее трех видовых комплексов, из которых каждый довольно отчетливо характеризуется не только специфическим сочетанием определенных морфологических признаков, но часто также своей особенной экологией. Поскольку можно судить по бывшим в наших руках гербарным материалам и по тщательной регистрации прошедшего через руки Пампанини морфологического разнообразия, нам представляется, что указанные видовые комплексы всего целесообразнее рассматривать как несколько особых морфологических типов со специфическими чертами своего полиморфизма. Первый из них географически занимает наиболее северное положение, его формы обитают главным образом в горно-лесных районах — бассейне Амура, горной стране Прибайкалья, Саян, Алтая, в некоторых хребтах системы Тянь-Шаня, в горных группах Монголии, Северного Китая, Сахалина, Японии; в основном это лесные растения, заходящие, однако, и на склоны со степной растительностью ксерофитного характера. Номенклатурно именно сюда должны относиться ледебуровские *A. sacrorum* Ldb. var. *latiloba* Ldb. и var. *intermedia* Ldb., причем последняя форма на основе правил приоритета должна именоваться *A. Gmelini* Web., ввиду того, что вполне соответствует цитате из Вебера в монографии о полынях Штехмана (Stechmann, 1775), где приводится ссылка на изображение и описание во «Флоре Сибири» Гмелина данного сибирского растения. Действительно, это подтверждается изучением того аутентичного экземпляра Гмелина, который, видимо, послужил последнему автору для описания и рисунка, сохраняющегося ныне в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

Что касается *A. sacrorum* Ldb. var. *latiloba* Ldb., то это несомненно только второстепенная, широколистная и широкодольная лесная форма, связанная с теневыми условиями обитания и в своем типичном выражении расселенная главным образом во влажных районах с муссонным климатом восточной Азии (Приморье, Приамурье, Корея, Маньчжурия, Япония).

Наоборот, в описанной Ледебуром *A. sacrorum* Ldb. var. *minor* Ldb., несмотря на слабую отмежеванность ее в некоторых областях от var. *intermedia* Ldb., более естественно видеть представителя уже особого, самостоятельного вида, собственно еще давно намеченного Турчаниновым под именем *A. santolinifolia* Turcz., но оставшегося им не описанным.

За последнее время на основе турчаниновских сборов 1831 г. Пампанини и описал их как *A. sacrorum* var. *santolinifolia* (Turcz.) Pamp.

Просматривая гербарный материал, который можно относить к *A. santolinifolia* Turcz., учитывая также районы ее распространения, свойственные ей экологические условия и внутренний полиморфизм, отчасти уже описанный Пампанини, можно без труда убедиться, что формы *A. santolinifolia* определенно тяготеют к сухим, чаще всего скальным местообитаниям, по которым они широко распространены в восточной Азии, поднимаясь на высокие нагорья и хребты Центральной Азии (Монголия), Китая (в том числе Тибета), Среднесибирского нагорья и Прибайкалья. В северной части Восточной Сибири *A. santolinifolia* Turcz. проникает как растение галечников вдоль речных долин (р. Колыма) далеко к северу, за полярный круг (Нижне-Колымск). С другой стороны, этот же вид, исчезая в равнинах Западной Сибири, вновь появляется в горах Южного и Среднего Урала на скалистых обнажениях, преимущественно среди степной растительности.

Обычно в прямой связи с более резко выраженными ксерофитными условиями роста у форм *A. santolinifolia* Turcz. значительно отчетливее выражены и черты ксероморфии сравнительно с типом *A. Gmelini* Web. Если у последнего высота одревеснения многолетней надземной части еще не значительна, то у большинства форм *A. santolinifolia* степень одревеснения выступает более резко. Кроме того, многолетние побеги, особенно у старых экземпляров, обычно сильно ветвятся, образуя довольно мощные ветвистые кусты. Степень расчленения листьев заметно сложнее — наблюдаются трижды перисторассеченные. Одновременно с этим вместе с уменьшением общих размеров листовой пластинки обычно сильно мельчают дольки последних порядков, становясь узколинейными или линейными. Таким образом, в общем итоге в крайних случаях создающееся тонкое кружевное рассечение листа делает совершенно несравнимыми, например, дальневосточные широколистные формы *A. Gmelini* Web. var. *latiloba* (Ldb.) с наиболее ксерофитными забайкальскими или центральноазиатскими формами *A. santolinifolia* Turcz. Добавим, что у последних, кроме того, заметно возрастает мощность корневой системы. Большинство форм типа *A. Gmelini* Web. и *A. santolinifolia* Turcz. более или менее сильное опушение из коротких белых волосков наблюдается на нижней стороне листьев, сопровождаясь как здесь, так и по верхней стороне довольно многочисленными точечными железками, выполняющими небольшие углубления на поверхности листа.

В целом морфологическая изменчивость *A. santolinifolia* Turcz. имеет неопределенный характер, и довольно многочисленные формы (в частности, намеченные уже Пампанини), видимо, в большинстве случаев можно считать экологическими, частью возникшими в результате неоднородности условий обитания на вышеуказанном обширном ареале типа *A. santolinifolia*. Вместе с тем у границ его географического распространения в СССР в отдельных районах встречаются более уклоняющиеся формы, которые, быть может, более целесообразно рассматривать в объеме мелких, но самостоятельных видов той же серии (*Santolinifoliae*). Так, на каменистых открытых склонах, среди кустарников или степной растительности в восточном Забайкалье и Приморье обитает особый вид, который отличается тонкими прутьевидными, слабо ветвящимися или простыми стеблями, укороченным и узкометельчатым соцветием с мелкими корзинками, голыми или снизу очень слабо опушенными листьями со сближенными узкими, клиновидно заостренными дольками. По сборам Каро из Нерчинского района Пампанини описал эту форму как *A. sacrorum* Ldb. var. *latiloba* Ldb. f. *Freyniana* Pamp.

Учитывая и другие материалы, бывшие в нашем распоряжении, мы склонны видеть в данном случае несильно обособленный, но все же самостоятельный мелкий вид — *A. Freyniana* (Pamp.) Krasch., заменяющий, видимо, на Дальнем Востоке *A. santolinifolia* Turcz. и характеризующийся вышеуказанным комплексом мелких, но достаточно отчетливых признаков.

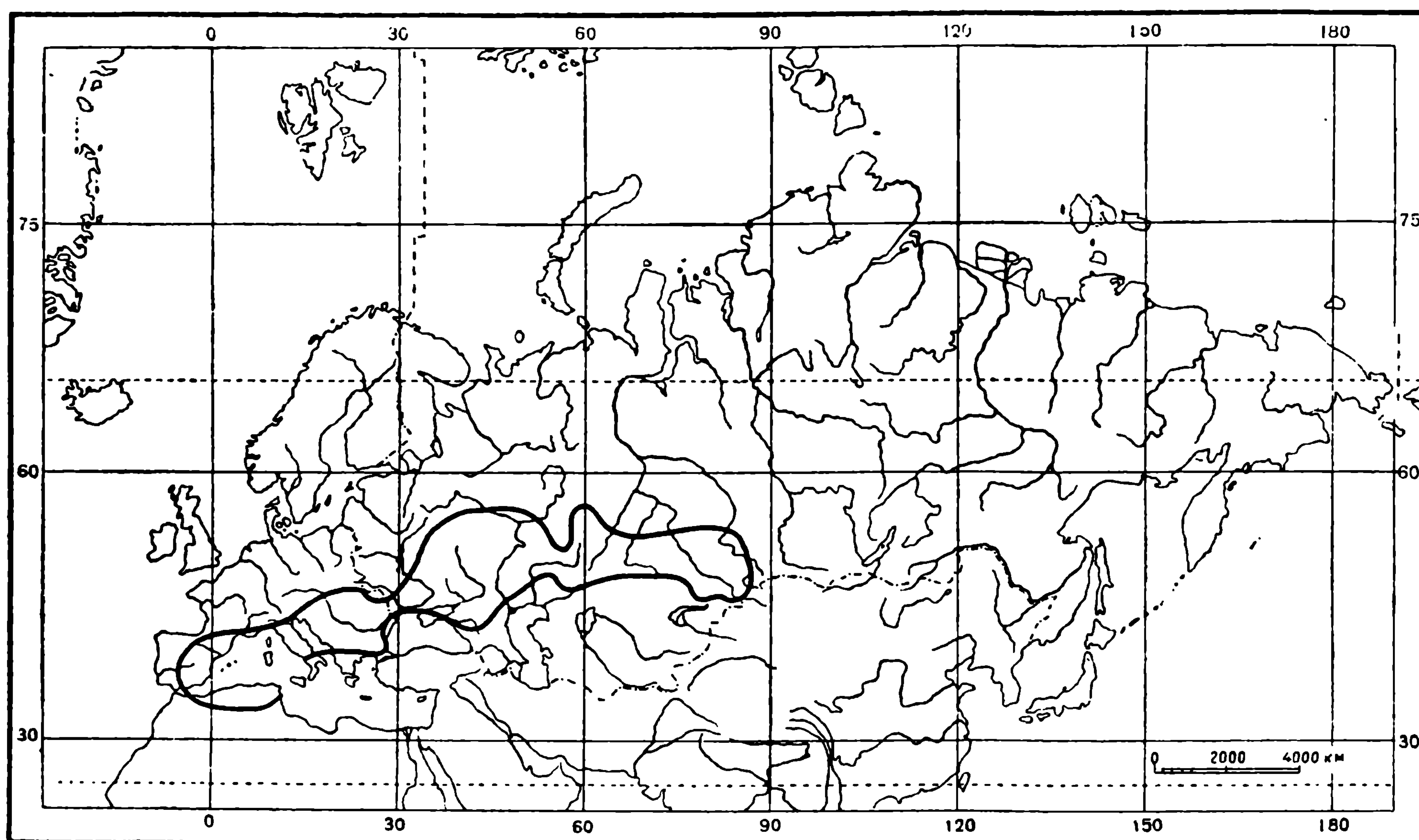
Если большинство группирующихся собственно вокруг типа *A. sacrorum* форм является по существу ореофитами, ясно приуроченными к горным районам, будучи в своем морфологическом разнообразии преимущественно связанными с грубыми скальными субстратами восточной Азии, то действительно родственной группой можно считать несколько видов, морфологически весьма близких, но с новыми особенностями экологии. Мы имеем в виду довольно обычные в определенных районах Азии, с одной стороны, *A. macrantha* Ldb. и *A. pontica* L., а с другой — *A. Adamsii* Bess. и *A. brachiloba* Franch. Первые два вида уже прежде некоторыми авторами (Гердер, Максимович, Шмальгаузен) в различных комбинациях как второстепенные формы сочетались с типом *A. sacrorum* Ldb., точнее с *A. Gmelini* Web.

Однако это было вызвано плохой осведомленностью старых ботаников об условиях роста и развития всех названных видов и полным незнанием их роли и участия в развитии растительности. Наблюдения в природе, а также изучение экологических условий и ареалов полыней свидетельствуют, что даже там, где все эти виды обитают в одном и том же ботанико-географическом районе, они хорошо размежеваны экологически и ценотически. Кроме того, сравнительно мелкие морфологические отличия остаются в целом выдержанными, и полиморфизм каждого вида не перекрывается признаками, присущими другому виду. В полевой обстановке внимательный наблюдатель сразу видит, с каким именно видом он имеет дело, если растение достаточно хорошо развито и налицо все характерные признаки.[1]

Нам кажется более естественным принимать филогенетически в качестве более древнего тип *A. Gmelini* Web., который при распространении на запад и переходе со свойственных ему каменистых, более или менее сухих, нередко остепненных местонахождений в сравнительно влажные, затененные группировки лиственных и хвойных (сосновых, лиственичных) лесов, кустарников, лугов лесостепи Средней и Западной Сибири, Урала, Восточной Европы (до среднего Поволжья) постепенно выработал тип *A. macrantha* Ldb. Последний морфологически выделяется более сильным одревеснением нижней части стеблей, более широко расставленными и более вытянутыми долями листьев и относительно крупными корзинками. Что касается *A. pontica* L., то ее характеризуют тонкие, нередко прутьевидные стебли, короткие листья, дважды перисторассеченные на мелкие сближенные дольки, сравнительно мелкие корзинки, довольно густое опушение всего растения. *A. pontica* L. выделяется и характером своего ареала (карта 3). Если в Западной Сибири, Приуралье, Заволжье в некоторых луговых, лесных и опушечных ценозах травянистой растительности формы *A. macrantha* Ldb. и *A. pontica* L. еще нередко растут вместе, то южнее и западнее отсюда распространена только *A. pontica* L. Ее ареал охватывает равнинные пространства Западной Сибири от верховьев Оби и Иртыша, степные и полупустынные области Казахстана, степные и лесо-

[1] В более ранних фазах развития, когда еще не развернулись полностью листья и корзинки или когда мы имеем дело только с бесплодными молодыми побегами, возникают затруднения при попытке определения вида.

степные районы европейской части СССР, на юге до границ Кавказа и горного Крыма. В этих пределах *A. pontica* L. довольно обычна, особенно к востоку от Урала, на лугах, нередко в солончаковых и солонцеватых степях, зарослях степных кустарников, на опушках колков. В некоторых случаях группы *A. pontica* L. образуют небольшие заросли, резко выделяющиеся на фоне окружающей их травянистой растительности. Интересно то обстоятельство, что весьма часто вместе с нормально развитыми цветущими экземплярами встречаются и бесплодные побеги, со слабым развитием соцветия, попадающие в ряде случаев в гербарии. Европейские авторы указывают *A. pontica* L. как растение степных лугов понтическо-



Карта 3. Ареал *Artemisia pontica* L.

паннонской и средиземноморской областей, куда оно проникает из южнорусской степной полосы через нижнюю и среднюю часть бассейна Дуная, встречаясь также в большей части Италии, Испании и северо-западной прибрежной Африке. Кроме того, относительно давно *A. pontica*, как растение ароматичное и содержащее горькие вещества, культивируется в Европе и Северной Америке и нередко распространяется как одичалое. Вместе с тем в северной Германии *A. pontica*, по данным европейских флор, сравнительно редко развивается до стадии цветения.

Другую группу видов, близких к некоторым формам *A. sacrorum* Ldb., составляют восточноазиатские виды: *A. Adamsii* Bess. и *A. brachyloba* Franch., в которых можно видеть, судя по характеру свойственной им экологии, уже более ксерофитную ветвь развития, связанную с территорией Центральной Азии. *A. brachyloba*, видимо, ограничена массивом гор Большого Хингана, встречаясь здесь на скалах или каменистых склонах. Для этого вида характерно одревеснение нижней части стеблей, тонко рассеченные листья с узкими линейно-нитевидными дольками, сравнительно крупные корзинки в метельчатом соцветии, довольно высокий рост. Как дальнейший этап ксерофилизации можно рассматривать *A. Adamsii* Bess.,

представляющую уже резко специализированный тип, обитающий в Центральной Азии [северная Монголия и прилегающие к ней степные части Забайкалья, а также Прибайкалье (карта 4)]. Здесь *A. Adamsii* нередка на засоленных местах, иногда на участках с интенсивными выцветами легко растворимых солей на поверхности почв вдоль долинных понижений рек и озер. На южной окраине Хангая в бассейне р. Джаргалантэ (водораздел притоков Толы и Орхона) мы наблюдали *A. Adamsii*, кроме долин, также на прилегающих степных склонах среди выбросов засоленных горизонтов почвы из нор тарбаганов. Морфологический тип вида весьма выдержан. Это невысокие полукустарнички с довольно ветвистыми нетолстыми многолетними побегами, очень тонкими однолетними стеблями, мелкими корзинками в узкометельчатом соцветии, короткими перисторассеченными листьями с мелкими дольками, так что создается очень сложное ажурное рассечение на нитевидные дольки в общем очертании продолговатой или эллиптической листовой пластинки. Кроме того, вследствие значительной сухости почв Монголии во второй половине вегетации весьма часто наблюдается засыхание и этого вида и отмирание нижних стеблевых листьев.

В целом весь облик *A. Adamsii* на фоне морфологии вышеуказанных видов цикла *Euabrotani* ясно свидетельствует о значительном в данном случае продвижении формообразующих процессов по пути общей морфологической редукции и приспособлении к жизни в континентальном климате Центральной Азии, когда в экологических условиях физическая сухость субстрата дополняется сухостью физиологической (на засоленных почвах).

Продолжая обзор этого цикла, перейдем к новой группе, иллюстрирующей иные особенности формообразования в более благоприятной обстановке западной части Евразии. Это выступает из систематического разбора трех следующих видов — *A. abrotanum* L., *A. procera* W., *A. proceriformis* Krasch.

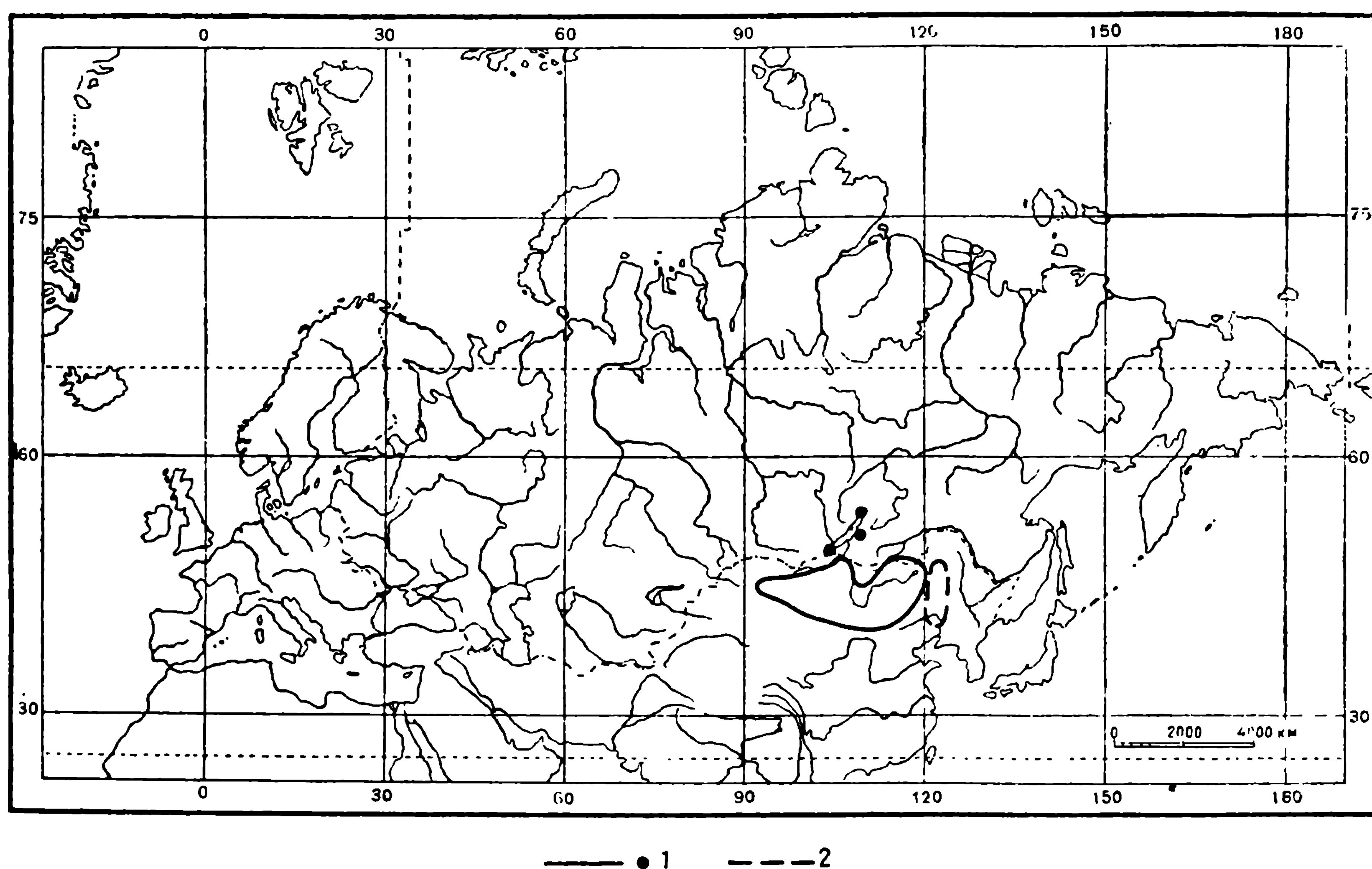
Первый из них — *A. abrotanum* L., по мнению европейских авторов, известен из южной Европы и Передней Азии только как культурная или одичавшая форма культурного, сильно ароматического (с освежающим лимонным запахом) и лекарственного растения, распространенного в Европе уже более 10 веков.

В настоящее время, по описаниям европейских флор, *A. abrotanum* L. представляет собой высокий, до 1 м, сильно ветвистый полукустарник с дважды перистыми листьями и систематически, как думают некоторые европейские ботаники, может считаться культурной расой *A. procera* W., которая иногда отождествляется с *A. paniculata* Lam., хотя, по мнению В. Бессера (1834), последняя относится к секции *Dracunculus*.

Что касается *A. procera* W., то это обычный житель молодых аллювиальных наносов крупных рек Восточной Европы, например в бассейнах Днепра, Дона, Волги, Урала, а также Западной Сибири (бассейны Тобола, Иртыша), преимущественно степной и лесостепной областей, хотя по некоторым долинам он нередко продвигается далеко в глубь лесной области. Иногда в прирусловой зоне на грубых песчаных аккумуляциях, еще плохо скрепленных какой-нибудь растительностью, среди редких кустов *Salix* образуются целые заросли высоких кустов *A. procera*, однако лишенной того характерного аромата, который указывается для европейской *A. abrotanum* L. От известных нам экземпляров последней хорошо развитые экземпляры *A. procera* обычно ясно отличаются также очень длинными линейно-нитевидными, сильно расставленными дольками листьев,

более сильным одревеснением многолистных стеблей и их большой ветвистостью, а также обычно менее крупным ростом всего растения благодаря сравнительно невысоким однолетним побегам.

В общем, морфологическая близость этих двух типов несомненна, и не без основания весьма часто они рассматриваются как один вид, хотя нередко общий облик культурных экземпляров *A. abrotanum* L. довольно отличен от дикорастущей *A. procera* W. Восточной Европы. Так, например, Холл и Клементс (Hall and Clements, 1923), давая морфологическую характеристику *A. abrotanum* из Северной Америки (куда это растение давно



Карта 4. Ареалы:
1 — Artemisia Adamsii Bess.; *2 — Artemisia brachyloba* Franch.

завезено из Европы), приводят *A. procera* в качестве синонима *A. abrotanum* L.[1]

Бессер (1834), описывая ряд форм *A. procera* W., отражающих неопределенный полиморфизм вида, в частности обнаруживающийся при культуре, обращает также внимание на особенности ароматичности отдельных разновидностей. Кроме указанного выше основного ареала *A. procera*, известны еще небольшие изолированные островки в Закавказье, турецкой Армении, Каталонии, а также у побережья Средиземного моря в Далмации, где даже был выделен особый вид *A. naronitana* Vis., соответствующий *A. procera* var. *Visianiana* Bess. (карта 5).

Далее, в области сухих опустыненных степей центрального Казахстана, вдоль чрезвычайно многочисленных сухих понижений очень обычны формы, выделяющиеся часто значительным опушением, мелкими листьями с укороченными обильно сближенными дольками, габитуально очень резко

---

[1] Как известно, в древности *A. abrotanum* L. играла некоторую роль в магических и культовых отправления и обрядах (например, при некоторых испытаниях), следы чего отражены у некоторых славянских народов. Напомним еще примечание, данное к *A. Gmelini* Web.

отличные от типичной *A. procera* W., из крупных речных долин соседних районов. Несмотря на наличие переходов к последней, мы все же, базируясь на наблюдениях в природе, склонны рассматривать охарактеризованную только что форму в качестве самостоятельного мелкого вида или эколого-географической расы — *A. proceriformis* Krasch., которая, можно думать, сформировалась и систематически неясно еще обособилась при процессах своего расселения вдоль русел сухих степных долин с их крайне изменчивым и очень непостоянным режимом увлажнения и засоления (в разные периоды вегетации в обстановке резко континентального климата полупустынных районов).

Таким образом, с нашей точки зрения, будет вполне естественным сопоставление процессов видообразования, с одной стороны, в группе *A. macrantha* Ldb., *A. pontica* L., *A. Adamsii* Ldb. (серия *Ponticae*) и, с другой — в группе *A. abrotanum* L., *A. procera* W., *A. proceriformis* Krasch. (серия *Abrotaneae*).

В общем, в обоих случаях следует видеть примеры довольно отчетливо проявляющихся процессов ксерофилизации, идущих в смысле морфологической изменчивости разными, но довольно близкими путями, хотя и в географически далеких районах. В первой естественной группе (серия *Ponticae*), более близкой систематически к исходной восточноазиатской серии *Sacrificiae* цикла *Mediterraneae*, степень ксерофитизма в лице морфологически довольно хорошо обособленной галофитной и горностепной *A. Adamsii* Bess. получила более резкие выражения несомненно благодаря местным условиям развития (в Центральной Азии) и геологической длительности самого процесса.

В серии *Abrotaneae* аналогичные явления отражены менее сильно, хотя крайние выражения ксероморфии у *A. proceriformis* Krasch. (из Казахстана), по общему облику часто сильно отличающейся от мезофитных европейских биотипов *A. abrotanum* L. и *A. procera* W., как показывают просмотр гербарного материала и наши наблюдения в природе, не особенно прочно закреплены в морфологии благодаря наличию всякого рода «переходных форм». Это, в свою очередь, дает основание рассматривать серию *Abrotaneae* как филогенетически сравнительно молодое образование, до настоящего времени еще с незавершившимися процессами видовой дифференциации.

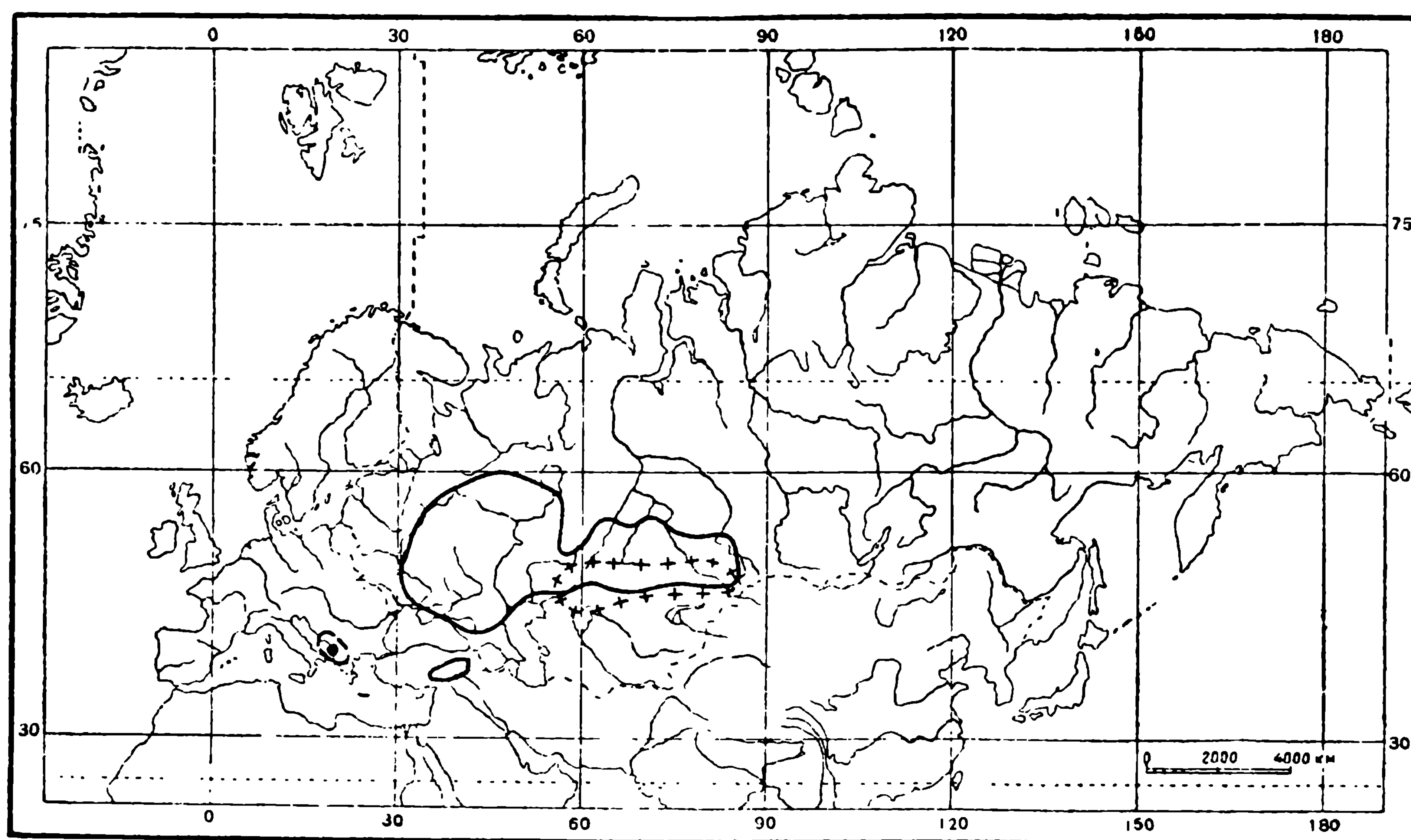
Итак, в предлагаемой здесь интерпретации разобранные выше две серии цикла *Euabrotani* в целом иллюстрируют ту его ветвь, которая развивалась при расширении ареалов исходных групп *Transitoriae* и *Sacrificae* в более западных частях Евразии, будучи связанной преимущественно с лесными, луговыми или степными ценозами в довольно разнообразных условиях не только горного, но и равнинного рельефа, однако преимущественно в средних широтах, не проникая далеко ни на север, ни на юг.

Нижеследующие группы цикла, которые мы выделяем как особые серии *Chamaemelifoliae* и *Iranicae*, обнаруживают вместе с новыми комплексами особых морфологических признаков и несколько иные биологические черты. Сохраняя тот же тип невысоких полукустарников с сильным одревеснением многолетних надземных частей и более или менее мощными корневыми системами, виды этой группы, в общем, проникают несколько южнее, расселяясь как настоящие ореофиты в альпийских и субальпийских областях.

К первой группе можно относить характерный ароматичный средиземноморский вид — *A. chamaemelifolia* Vill., который приурочен к скалам

альпийской и субальпийской областей юго-восточной Франции (Пьемонт, Котские Альпы, Альпы Прованса, Приморские Альпы).

Кроме того, изолированный островной ареал того же вида, описанного вторично Бессером под названием *A. Stechmanniana* Bess., охватывает высокогорные области Кавказа с прилегающими районами северного Ирана. *A. chamaemelifolia* Vill., по общему облику несколько приближаясь к типу *A. pontica* L., однако достаточно резко отличается, кроме некоторых несущественных морфологических деталей, еще тонким и сложным рассечением бледнозеленых прижато-опушенных листьев, более длинным метельчатым соцветием с относительно крупными корзинками (серия



——— 1 ———• 2 +++ 3

Карта 5. Ареалы:

1 — *Artemisia narotritana* Vill. (*A. procera* var. *Visiniana* Bess.); 2 — *A. procera* W.; 3 — *A. proceriformes* Krasch.

Chamaemelifoliae). Как довольно близкий систематически вид, относящийся к особой серии (*Iranicae* Krasch.), можно рассматривать установленную Буасье *A. persica* Boiss. (карта 6), обычное растение также высокогорных областей Ирана, гор Средней Азии, Афганистана, западного Тибета. Еще Буасье при описании этого вида в «Flora orientalis» отмечал, что по особенностям своей морфологии *A. persica* носит некоторые смешанные черты, например по общему облику высокогорных форм напоминает *A. chamaemelifolia*, по характеру рассечения листьев — *A. pontica.*[1] Кроме того, к особенностям *A. persica* относится курчаво-пушистое опушение цветоложа («receptaculo parce crispo-lanato»). Однако последний признак, заставивший Буасье поместить *A. persica* в секции *Absinthium*,[2]

[1] Как нами было показано в свое время, Э. Регель описал среднеазиатскую *A. persica* как особую разновидность *A. pontica*.

[2] Гукер (Hooker, 1882) помещает *A. persica* в секцию *Abrotanum*, отмечая, что характер опушения цветоложа этого вида совершенно другой, чем у настоящих представителей секции *Absinthium*.

не является достаточно устойчивым, так как в некоторых случаях опушение цветоложа исчезает, что даже дало повод Б. А. Федченко выделить одну из таких местных форм Памиро-Алая как особый вид — *A. togusbulakensis* B. Fedtsch. В данном случае, однако, мы имеем дело только с мелкой разновидностью *A. persica*, подобной той, которая была описана под названием var. *subspinescens* Boiss., представляющей довольно своеобразную жизненную форму с сильно древеснеющими после отцветания побегами («racemo post anthesin persistente indurato», как пишет Буасье). Подобный морфологический тип хорошо выражен и в других систематических группах нагорно-ксерофитной флоры возвышенных областей Ирана (на высоте 2290—3428 м). Условия роста и развития (большая сухость и сильная солнечная радиация), присущие высокому Иранскому нагорью, наложили сильный отпечаток на формирование типа *A. persica*, обусловив довольно густое короткое опушение, тонкое и сложное рассечение листьев; сильная ароматичность растений, вероятно, была причиной специальных сборов этого растения и даже отдаленной транспортировки в некоторых районах Азии (например, в Иране, Афганистане, восточной Индии, по Буасье).

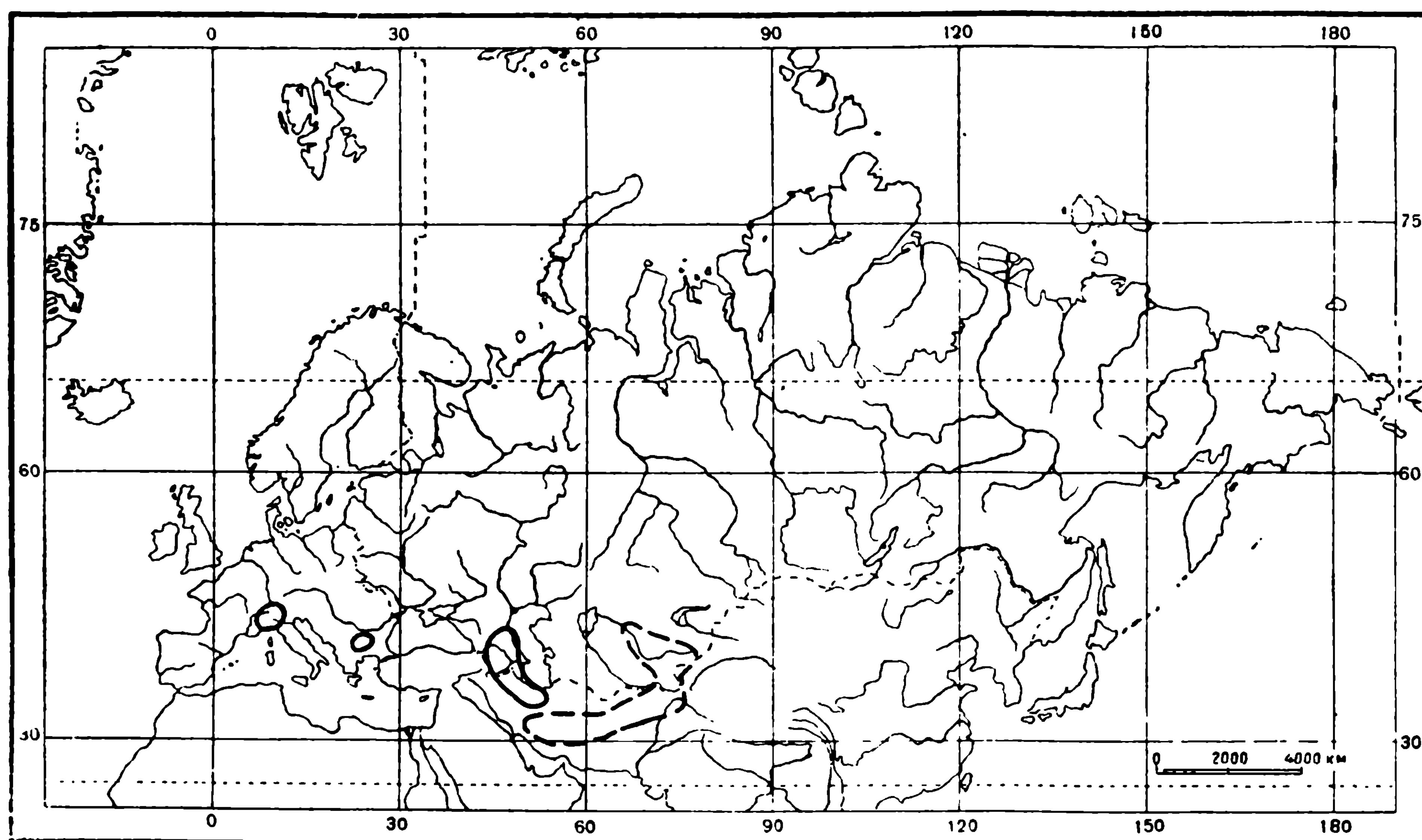
Нам представляется весьма вероятным, поскольку мы знакомы с гербарными материалами по роду *Artemisia* и с обработками европейских флор, что систематическую близость к только что разобранным выше трем последним сериям обнаруживает та, в основе чисто средиземноморская, группа форм, которая в общем распространена в средней и южной Европе от восточной Испании и северо-западной Африки на западе до Югославии и Венгрии на востоке и которая связана с сухими теплыми местообитаниями — скалами, горными склонами, поднимаясь в горах до высоты 1200—1300 м. Собственно номенклатурно, в зависимости от взглядов отдельных ботаников, эта группа форм фигурирует в последних европейских сводках на основе соображений приоритета или как *A. camphorata* Vill. (Rouy e. Foucaud, 1903), или как *A. albaterra* (Hegi, 1928). Названия эти, согласно указанным авторам, поглощают все другие, приведенные раньше в соответствующей литературе.

Характер морфологии этих видов достаточно полно освещен в многочисленных европейских источниках, и мы здесь только отметим наиболее интересные детали систематического характера, обратив внимание прежде всего на те черты сходства, которые сближают данную средне- и южноевропейскую группу форм с уже выше разобранными видами нашего цикла *Euabrotani*. Систематическая близость к *A. chamaemelifolia* Vill. выражается уже в весьма сходном облике *A. camphorata* Vill., которая, например по описанию Руи (Rouy e. Foucaud, l. c.), отличается менее сильным рассечением листьев (1—2-перистые, а не трижды перисторассеченные), высоким ростом, ясным камфарным запахом растения. Обращает на себя внимание характер цветоложа, которое часто покрыто курчавыми волосками, хотя встречаются формы и с голым цветоложем. Не без основания Руи приходит к выводу, что этот признак не может иметь для данной группы форм какое-либо классификационное значение. В связи с этим небесполезно также припомнить сказанное выше об *A. persica* Boiss., среди типа которой равным образом наблюдаются отдельные формы с голым и опушенным цветоложем.

Приведенный выше обзор цикла *Euabrotani* показал, что филогенетически можно представить все присущее ему морфологическое разнообразие как результат длительного распространения его вдоль всей Евразии — от берегов Тихого океана и почти до Атлантики — в довольно разнообраз-

ных экологических условиях. В связи с этим намечается несколько самостоятельных линий развития, морфологически, впрочем, сравнительно редко сильно обособленных, хотя условия местообитания отдельных видов могут быть очень различны. В целом общий морфологический тип, присущий циклу, остается довольно выдержанным.

Из сказанного видно, что обычно это полукустарники различного роста — от высоких (метр и больше) до средних (40—50 см) и низких (15—30 см), с разной степенью одревеснения многолетних и частью однолетних побегов, со сложным перистым рассечением листьев. Биологически в ряде случаев имеет место выработка ясных черт ксероморфии (тонкое



— — — 1 ——— 2

Карта 6. Ареалы серии *Chamaemelifoliae* Vill. рода *Artemisia* L.
1 — *A. persica* Boiss.; *2* — *A. chamaemelifolia* Vill.

разделение листовой пластинки с заметной редукцией ее долек, их опушение, появление железок, ароматичность растений и т. д.). Исходные типы цикла, как вытекает из проделанного раньше филогенетического анализа, находятся на востоке Азии, здесь же наблюдается наибольший полиморфизм, относительно слабая видовая отмежеванность близких видов друг от друга.

Другая характерная особенность цикла заключается в географическом размещении наиболее, по нашим представлениям, древней серии *Sacrificae*; один из ее видов, а именно китайско-гималайская *A. vestita* Wall., морфологически весьма близок к давно уже установленной Жакеном *A. afra* Jacq., которая, как известно, распространена только в южном полушарии — в Африке от экватора (гора Килиманджаро) до Капской области, видимо только в горных районах.

В настоящее время в южноафриканской флоре это единственный представитель рода *Artemisia*, и, таким образом, естественно возникает вопрос: когда и каким путем он мог проникнуть столь далеко, тогда как система-

тически близкий вид *A. vestita* Wall. в своих южных границах достигает лишь массива Гималаев?

Огромный хиатус, разделяющий оба вида, очевидно обязан известному промежутку времени и может быть понят только при общем решении вопроса об эпохах, когда осуществлялась непосредственная связь бореальных элементов с флорой южного полушария. Поскольку эндемичная *A. afra* Jacq., систематически и по общей морфологии может быть включена в одну серию с *A. vestita* Wall., к которой она действительно близка, время разрыва их ареалов и последующей систематической обособленности, вероятно, не было особенно отдаленным событием. Если исходить из того обстоятельства, что оба вида являются ореофитами, близкими биологически к типу евразиатских нагорных ксерофитов, и что в настоящее время между ареалами названных видов лежат области тропических пустынь и лесов, то в свое время возможность миграции осуществлялась в совершенно других палеогеографических условиях, чем те, которые обусловливают современные границы растительных зон и областей.

Заслуживает внимания и тот факт, что поиски среди подрода *Euartemisia* систематических групп, наиболее приближающихся к описанному циклу *Euabrotani*, приводят, по нашему мнению, в Новый Свет, где на горных склонах тихоокеанской части Калифорнии с прилегающими островами обитает особый вид *A. californica* Less., систематически занимающий несколько обособленное положение среди других американских видов полыней. Еще Аза Грей в «Synoptical Flora of North America» (Gray a. others, 1883, стр. 370) отмечал систематические особенности *A. californica* Less., находя в ней некоторые черты сходства с *A. australis* Less. из Сандвичевых островов и с восточноазиатским видом *Crossostephium chinense* (L.). В своей обработке полыней в «North American Flora» Ридберг (Rydberg, 1916) присоединил *A. californica* Less. вместе с двумя близкими видами из этой же части тихоокеанского побережья Северной Америки к роду *Crossostephium*. Как известно, Холл и Клементс (Hall and Clements, 1923) в своей более поздней монографии о северо-американских полынях считают это толкование ошибочным и помещают *A. californica* Less. опять среди *Artemisia*, филогенетически сближая ее с европейскими видами — *A. pontica* L. и *A. abrotanum* L. Они утверждают, что указанная Ридбергом для *A. californica* Less. такая характерная морфологическая особенность, как ребристые семянки с коронковидным паппусом («хохолком»), на самом деле отсутствует.

Во всяком случае названных три американских вида, включая сюда также *A. australis* Less., который теперь разбит на несколько видов, в целом представляют две особые группы. Последние, будучи несколько обособленными друг от друга морфологически, так же как изолированы их современные ареалы, систематически должны занять место рядом с циклом *Euabrotani*. В общем развитии рода *Artemisia* их, может быть, нужно поместить как более раннее образование или филогенетически выводить в качестве особой боковой ветви, которая формировалась более или менее независимо вдоль восточной части Пацифики, сравнительно давно потеряв связь с филогенетически родственными группами, которые начинали в лице цикла *Euabrotani* свое развитие и видовую дифференциацию с западной окраины той же области (Пацифики), постепенно распространяясь из восточной Азии на запад, в Европу.

В настоящее время вследствие недостатка наших знаний о деталях палеогеографической истории всей огромной области Тихого океана, многие страницы которой до сих пор являются, так сказать, океанической

тайной, трудно точно указать, как и в какое время оборвалась связь между названными выше группами полыней Старого и Нового Света, и потому здесь мы ограничимся сказанным, избегая каких-либо гаданий.

Цикл *Heterotrichae*. Обращаясь теперь снова к территории Евразии и продолжая филогенетический разбор, мы высказываем предположение, что следующим, близким к циклу *Euabrotani* звеном, хотя и довольно сильно отличающимся по характерным чертам морфологии, будет новый цикл, который выделяем под именем *Heterotrichae*, так как для видов его характерен неоднородный тип опушения. В последнем мы видим или длинные белые волоски, или они заменяются обильным развитием железок с продуктами их выделений, придающих своеобразный облик растениям.

По морфологическому типу виды цикла *Heterotrichae* представляют также невысокие полукустарники, иногда со значительным одревеснением многолетних побегов и всегда с сильным рассечением листьев на мелкие, тонкие (линейные или почти нитевидные) дольки последнего порядка. Наибольшее видовое разнообразие замечается в средней части Азии, причем преобладающая экология обитающих здесь форм — это грубые субстраты — обнажения скал твердых коренных пород, щебни, горные склоны лесостепной и степной полос в средних широтах Сибири. Часть этих видов проникает в возвышенную Центральную Азию (до северной части Тибета), в горные районы Алтая и Казахского мелкосопочника, иногда поднимаясь на значительную абсолютную высоту. Кроме того, особая серия *Viridifoliae*, представляющая, видимо, наиболее примитивное в цикле образование, отличается несколько другой экологией.

Сюда мы относим описанную еще Линнеем с о. Готланда *A. rupestris* L. Здесь, равным образом как и на о-вах Эланд, Муху и Саарема и на побережье Балтийского моря (Хаапсалу), *A. rupestris* действительно оправдывает свое название, так как растет на известковой почве возвышенных участков («Alvar») названных островов, на незасоленных, богатых лишайниками пустошах, выгонах высокого побережья. Кроме того, небольшие изолированные местонахождения того же вида известны в средней Германии — около Стассфурта и Бернсбурга и в Тюрингии, раньше указывались в Люнебургской степи (Ганновер). В этой среднеевропейской группе пунктов, по данным европейских авторов, *A. rupestris*, свойственная сухим солонцеватым и известковым пустошам, иногда болотам, в некоторых случаях известна как рудеральное растение на открытых местах.

Далее *A. rupestris* L. в формах, морфологически мало отличающихся от западноевропейских, встречается в лестостепной зоне Предуралья (западная Башкирия, например, солончаковые пространства около оз. Асли-Куль), а в своем основном ареале является обычным растением солончаковых лугов, солонцеватых степей лесостепной и степной зон от Зауралья, через Западную Сибирь, Северный Казахстан, Среднюю Сибирь до восточного Забайкалья. Кроме того, после значительного перерыва *A. rupestris* обнаружена в средней части Якутии в бассейне левых притоков Лены, где вообще благодаря резко континентальной климатической обстановке уже в глубине лесной области известен ряд степных элементов.

В пределах основного сибирского ареала *A. rupestris* остается морфологически довольно однообразной и отличается от западноевропейских форм лишь ветвистым метельчатым соцветием с менее крупными корзинками. В юго-восточном Забайкалье как исключение попадаются экземпляры, не густо опушенные длинными белыми волосками.

Кроме того, в горных районах южной Сибири (Алтай), северной Монголии (Хангай), Тянь-Шаня, Памиро-Алая, на юге, включая Памир, в

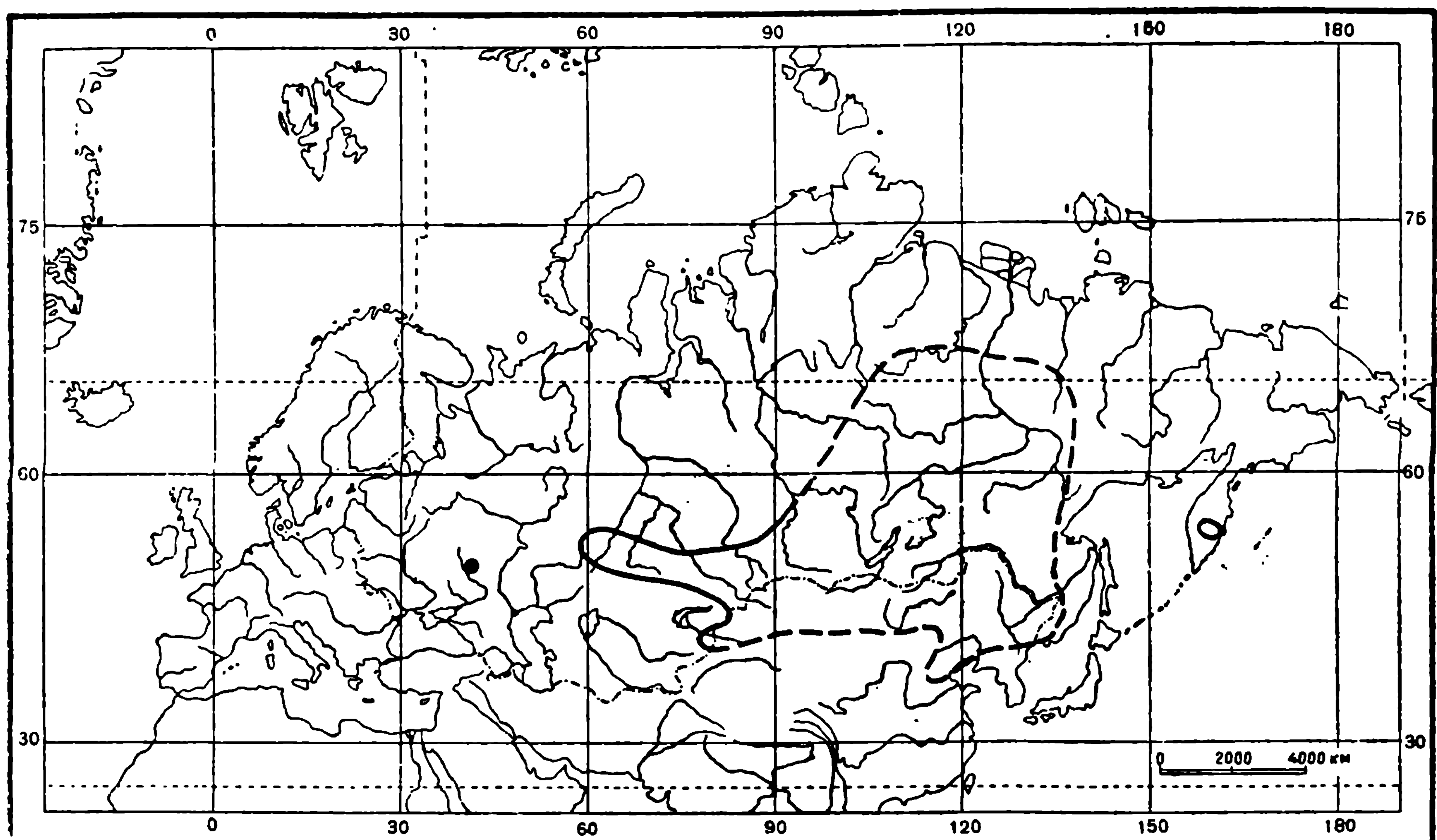
высокогорных поясах типичная *A. rupestris* заменяется особой формой, которая, надо думать, соответствует описанной Бессером *Absinthium viride*, намеченной еще в гербарии Вильденова как *Artemisia viridis* W. Крылов во «Флоре Алтая» (1914) описал, повидимому, эту же форму как *A. rupestris* L. var. *alpina* Kryl. Судя по свойственному ей характеру экологии и заметному изменению общей морфологии, а также наличию переходов к типичной *A. rupestris* L., в лице *A. viridis* W. можно видеть высокогорную расу, обитающую обычно на щебенистой или каменистой почве. Основными морфологическими отличиями, выделяющими тип данной расы, будут нередко укороченный, толстый плодоносный стебель и корзинки, в 1½ раза более крупные (6—8 мм в диаметре), чем у формы равнин, и расположенные не метельчатым, а узко-кистевидным соцветием, иногда однобоким. Отличается также общий облик растения — замечается более сильное одревеснение многолетних побегов и часто значительное увеличение количества бесплодных укороченных побегов, увенчанных пучками листьев и создающих более или менее крупную дернину. В итоге нередко крайние формы *A. rupestris* L. и *A. viridis* W. достаточно резко отличаются, хотя в горных долинах, при расселении на менее значительных абсолютных высотах резкость этих отличий несколько ослабляется.

Большой перерыв в ареале *A. rupestris* разные авторы объясняли поразному. С. Кульчинский (Kulczynski, 1924), например, предполагал, что этот вид проник в Европу в качестве прибрежного растения послетретичных «Каспийской и Беломорской трансгрессий». Данное соображение является чисто рассудочным и вряд ли может выдержать серьезную критику. Более близким к истине будет предположение, что миграция *A. rupestris* была связана, подобно другим бореальным сибирским элементам, с теми миграционными потоками в области средних широт Евразии, которые в разные периоды плейстоцена и раннего голоцена шли из Азии в Европу.

Можно напомнить те соображения, которые в нашем «Опыте филогенетического анализа» высказывались при систематическом и флористическом разборе цикла *Heterophyllae*, вообще, и, в частности, при характеристике ареала *A. laciniata* W. (карта 7). Такой чисто среднеевропейский вид, как *A. Mertensiana* Wallr., фигурирующий в европейских флорах под именем сибирской *A. laciniata* W. s. str. (хотя к последней систематически близкий, но все же с ней не тождественный), также известен для немногих пунктов Средней Европы, в которых доныне встречается *A. rupestris* L. Нам кажется, что исторически можно считать почти синхронными или близкими по времени события, повлекшие проникновение в Европу таких сибирских по происхождению типов, как *A. laciniata* и *A. rupestris*. Если первый из них в процессах расселения на западе выработал после изоляции европейских ареалов формы, несколько обособленные от исходных азиатских, то для *A. rupestris* морфологическая изменчивость гораздо менее значительна, хотя старыми авторами, например Бессером, Вальротом, давно выделялись особые местные разновидности (var. *oelandica* Bess. и var. *turingiaca* Wallr.), правда с плохо выдержанными признаками отличий. Весьма вероятно, что в плейстоцене, когда общие физико-географические условия были сильно изменчивы, они приближались временами к тем, которые и ныне характерны для некоторых типов местообитаний Сибири, служащих территориями развития форм *A. laciniata* и *A. rupestris*.

Как показывает экологический анализ, оба последних вида, судя по характеру ареалов и по современной экологии видов, близких к ним систематически, для своего проникновения в прошлом в Европу вряд ли требо-

вали каких-нибудь сложных изменений палеогеографических условий, например наличия трансгрессий, по берегам которых шла бы миграция интересующей нас группы полыней. Колеблющийся солевой режим и грубость наносов ледниковых и межледниковых эпох Европы были физико-географическими моментами, благоприятствовавшими в какой-то мере созданию станций, вдоль которых элементы сибирской флоры, сформировавшиеся на своей азиатской родине как литофилы или галофиты, могли проникать на запад, закрепиться там и, выдержав последующую конкуренцию с элементами местной флоры, сохраниться до нашего времени хотя бы в отдельных изолированных пунктах.



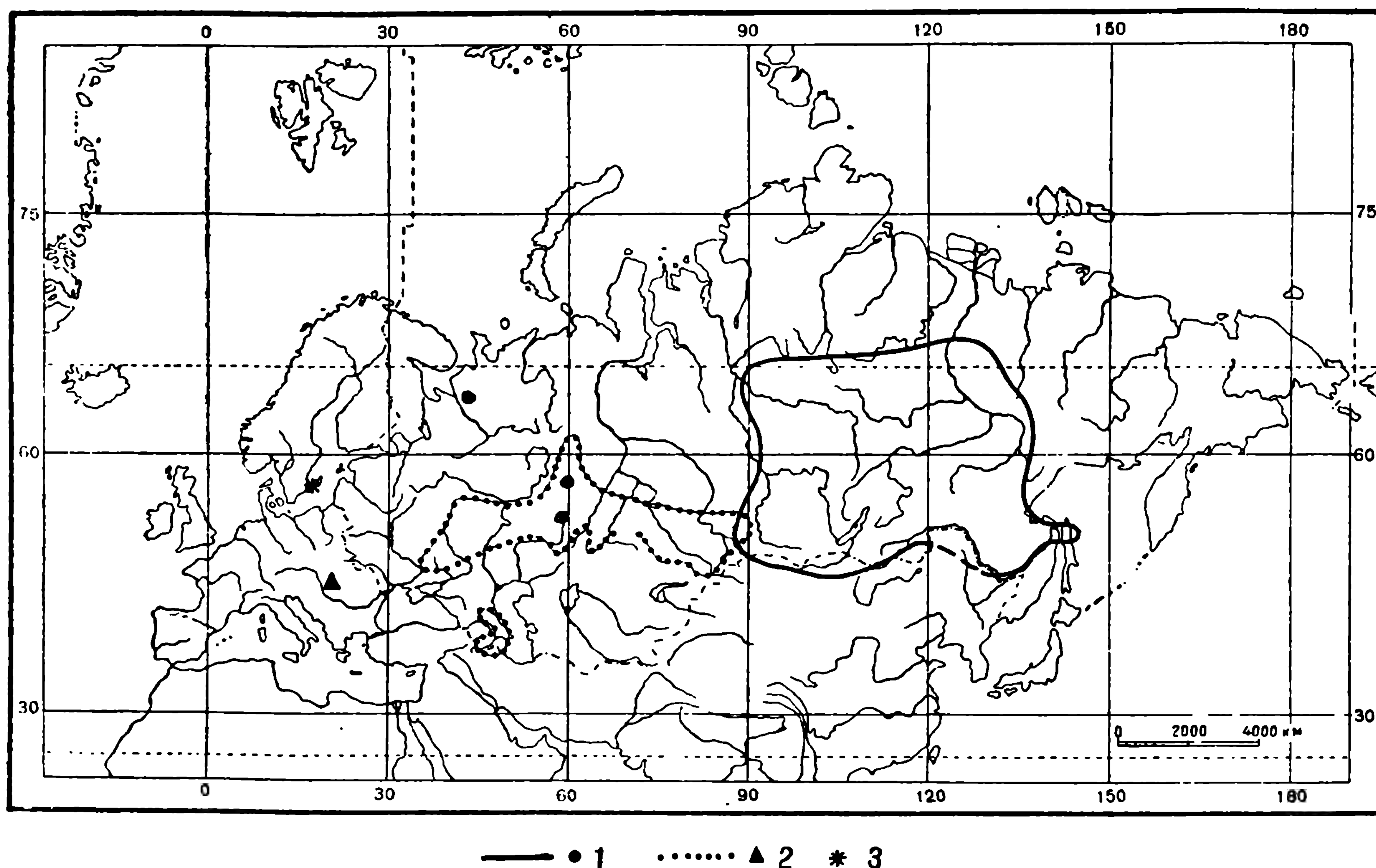
Карта 7. Ареал из цикла *Heterophyllae*, серия *Laciniatae*.
1 — *Artemisia laciniata* W. s. str.

Проделанный нами раньше разбор цикла *Heterophyllae* показал, каким образом при учете закономерностей палеогеографического развития соответствующих частей Евразии можно, с нашей точки зрения, наиболее естественно объяснить время, способ и пути проникновения видов цикла из Азии в Европу (карта 8). Соответствующий анализ экологических типов, их корреляция с закономерностями морфологической изменчивости показали также, что размещение отдельных видов и рас в пределах цикла может быть связано с весьма различными типами растительности и охватывать весьма обширные территории.

Приведенный выше материал по циклу *Heterotrichae* относился только к одной серии. Если перейти к другим видам того же цикла, то здесь также обнаруживается большое разнообразие экологии, только географически по площади они ограничены более узкими рамками и, кроме того, смещены на юг.

Оставшиеся еще не описанными серии приурочены к южной Сибири и некоторым районам Центральной Азии. Здесь их экология существенно иная, чем в серии *Viridifoliae*, так как, в противоположность последней,

виды данных групп — в основном скальные растения, расселенные по тем горным сооружениям, которые возвышаются в южной Сибири от Забайкалья до восточной части Казахского мелкосопочника. Как вообще для всех литофилов, для них весьма характерно прерывистое распространение. Кроме того, мелкие виды, составляющие группу, отличаясь комбинацией мелких признаков, в целом представляют довольно выдержанный по общей морфологии тип. Далее, обращает на себя внимание то, что некоторые виды имеют густое опушение цветоложа, в то время как у других видов это опушение совсем отсутствует или становится очень изреженным.



Карта 8. Ареалы видов цикла *Heterophyllae*, серия *Tanacetifoliae*.
1 — *A. tanacetifolia* L.; 2 — *A. armeniaca* Lam.; 3 — *A. oelandica* (Bess.) Krasch.

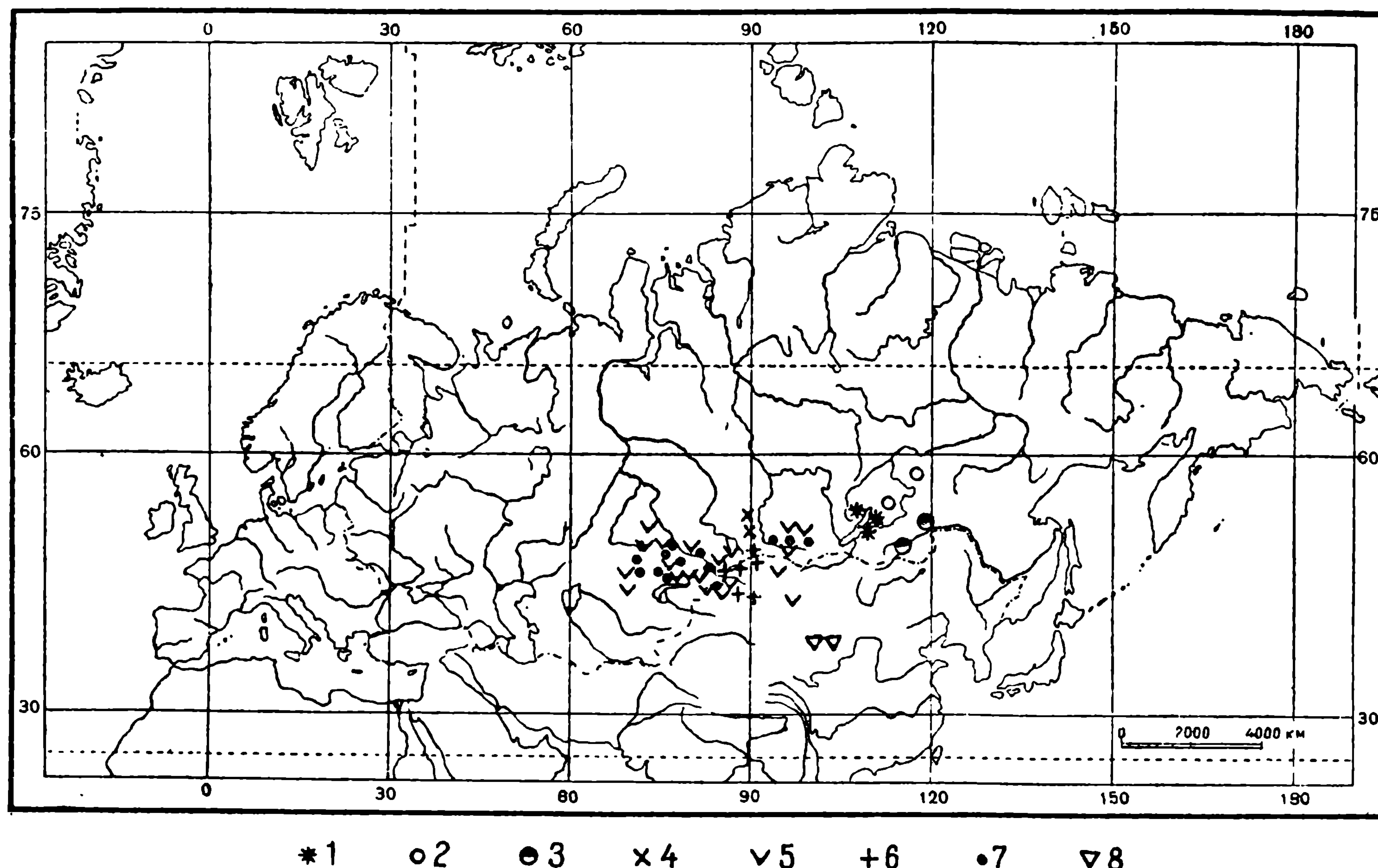
По нашим представлениям, филогенетически основным, наиболее древним звеном цикла следует считать эту последнюю группу. Серия *Viridifoliae* нам кажется производной, боковой линией развития, приуроченной в своем распространении преимущественно к северной части общего ареала цикла и формирующейся экологически в более мезофитных условиях (луга, солончаки).

Наиболее примитивным типом в цикле *Heterotrichae* мы принимаем известную пока только из ограниченного района у северо-восточной части Байкала (окрестности Баргузина) *A. subviscosa* Turcz. Для нее типично еще довольно густое опушение всего растения белыми волосками, которые дополняются очень многочисленными железками; выделения последних создают некоторую липкость растения, что нашло отражение в видовом названии.

В северной части Байкала (с. Горемыка), а также еще севернее (например, в Витимо-Олекминском округе), однако в таких же экологических условиях (открытые горные склоны), встречаются близкие, но по ряду новых признаков заметно уклоняющиеся формы (карта 9).

Представляя тот же тип невысоких полукустарников, что и *A. subviscosa* Turcz., они имеют равным образом густое опушение цветоложа, но размер корзинок у них вдвое меньше (до 3 мм), и, кроме того, расположены они в более ветвистом метельчатом соцветии с довольно длинными боковыми веточками. Вместе с тем опушение из длинных белых волосков остается только на молодых листьях и более густо в области соцветия.

В этой форме мы склонны видеть особую расу *A. subviscosa* Turcz. ssp. *heterotricha* Krasch., хотя малая изученность флоры этой части Сибири и



Карта 9. Ареалы видов цикла *Heterotrichae*, серия *Subviscosae*.

1 — *A. subviscosa* Turcz.; 2 — *A. heterotricha* Turcz.; 3 — *A. subglutinea* Krasch.; 4 — *A. Martjanovii* Krasch.; 5 — *A. obtusiloba* Ldb.; серия *Fruticulosae*: 6 — *A. altaiensis* Krasch.; серия *Glabellae*: 7 — *A. glabella* K. et K.; серия *Tibeticae*: 8 — *A. Dalailamae* Krasch.

недостаточность бывшего в наших руках материала не дают уверенности в выдержанности указанных для нее признаков отличия.

Систематически более существенными можно считать отличия, которые характеризуют тот особый вид, который выделяется нами как *A. subglutinea* Krasch. и который известен пока из нескольких пунктов Даурии (окрестности с. Ломы на р. Шилке и горы Адун-чилон в бассейне р. Онона), встречаясь на утесах и щебнистых горных склонах со степной растительностью.

A. subglutinea Krasch., напоминая по общему облику типичную форму турчаниновских сборов *A. subviscosa* Turcz., выделяется, кроме мелких корзинок (до 3 мм в диаметре) и отсутствия опушения из белых волосков, также более густо расположенными точечными железками, сидящими в небольших ямках и придающими своими выделениями желтовато-зеленую окраску растениям. Кроме того, от *A. subviscosa* ssp. *heterotricha* она отличается совершенно голым цветоложем, лишенным волосков на всех виденных нами экземплярах.

Последней особенностью (именно голым цветоложем) характеризуется устанавливаемая нами *A. Martjanovii* Krasch., которая обитает в Мину-

синском округе (Средняя Сибирь) на каменистых склонах и грубых песчаных почвах. У этого вида, наряду с частыми точечными железками и обильными их выделениями, присутствуют довольно густые волоски. Отличается *A. Martjanovii* также своими крупными корзинками (до 4 мм в диаметре). Общая морфология сближает ее с *A. subviscosa*. В свое время сборы Мартьянова из окрестностей Минусинска были изданы в «Herbarium florae Rossicae» (см. № 1168) под названием *A. subviscosa* Türcz., чему противоречит отсутствие у них опушения цветоложа.

Систематически к той же группе можно отнести следующий вид — *A. obtusiloba* Ldb., первоначально описанный Ледебуром как алтайское горное растение в трех разновидностях (var. *gracilis* Ldb., var. *fruticulosa* Ldb., var. *glabra* Ldb.), из которых каждая, в сущности, представляет самостоятельный вид. Собственно *A. obtusiloba* Ldb., соответствующая первой разновидности указанного автора, распространена по горным склонам и долинам на открытых степных местах, среди зарослей кустарников, не только в горах Алтая, но, кроме того, в верховьях р. Енисея и в восточной части Казахского мелкосопочника. Этот вид обычно имеет негустое опушение из коротких белых волосков и, как это вообще характерно для данной группы, довольно многочисленные точечные железки, сидящие в небольших углублениях, короткие, дважды перисторассеченные листья с мелкими, расширенными в верхней части дольками; соцветие обычно метельчатое с многочисленными средней величины корзинками (до 4 мм в диаметре). Цветоложе — густо опушенное длинными волосками, хотя нередко опушение редеет и на некоторых корзинках исчезает.

Описанные выше *A. subviscosa* Turcz., *A. subglutinea* Krasch., *A. Martjanovii* Krasch. и *A. obtusiloba* Ldb., видимо, можно рассматривать как мелкие, но самостоятельные виды, которые образуют особую серию *Subviscosae*, в основном связанную географически с указанными районами Сибири и входящую в состав местной ксерофитной флоры лесной, лесостепной и степной зон на открытых каменистых склонах преимущественно горных районов.

Гербарные образцы, бывшие в нашем распоряжении, пока не дают прямого ответа на вопрос, действительно ли прерывистое распространение имеет теперь место в природе или указанные выше факты разрыва ареалов являются результатом недостаточности собранных до сих пор материалов. Судя по особенностям морфологической изменчивости, как сказано выше, обладающей известными закономерностями, есть основание предположить, что перед нами проявление морфологически не особенно прочно закрепленных, относительно молодых процессов видообразования, сопровождающих географическое расселение серии, зародившейся в ангарском центре как ксерофитные ореофиты-литофилы.

В качестве сериально новых образований того же цикла, как нам представляется, можно рассматривать следующие виды: *A. altaiensis* Krasch., *A. glabella* Kar. et Kir., *A. Dalailamae* Krasch. (см. карту 9).

Виды эти приурочены к существенно иным экологическим условиям; их морфологическое обособление, можно думать, сопутствовало и выработке определенных биологических черт, складывающихся по-разному для каждого вида.

. Таким образом, выделяется серия *Fruticulosae*, куда мы помещаем, с нашей точки зрения, неясно еще отмежеванный, но самостоятельный вид — *A. altaiensis* Krasch., соответствующий описанной Ледебуром *A. obtusiloba* Ldb. var *fruticulosa* Ldb. Он распространен на сравнительно небольшом пространстве в высокогорных районах Алтая (описан из райо-

на р. Чуи) и прилегающей части Монголии. Для морфологии вида характерны: толстая корневая система, многочисленные укороченные, сильно деревенеющие многолетние стебли, а также короткие, сравнительно с типичной *A. obtusiloba* Ldb., невысокие однолетние прямые побеги с обедненным кистевидным соцветием; корзинки относительно крупные (5—6 мм в диаметре), сидящие поодиночке на коротких ножках или по нескольку на укороченных, вверх направленных веточках. Опушение вида обычно неравномерно густое из прижатых белых волосков и многочисленных железок.

Генетическая связь *A. altaiensis* с *A. obtusiloba* несомненна, но в первой из них нужно видеть новую линию развития, отличную от форм серии *Subviscosae* и получившую новые как морфологические, так и биологические особенности, обеспечивающие ее развитие в высокогорных условиях Центральной Азии.

Как особую линию развития можно рассматривать также серию *Glabellae*, развившуюся уже в более низких поясах гор юго-западной Сибири и Казахского мелкосопочника как член скально-ксерофитной растительности в условиях не только значительной сухости, но и тепла. Сюда мы относим один вид — *A. glabella* Kar. et Kir., описанный первоначально как *A. obtusiloba* Ldb. var. *glabra* Ldb. Он часто образует довольно мощные кусты с многочисленными укороченными многолетними побегами, часть которых переходит в однолетние тонкие стебли с голой блестящей корой и широкометельчатым соцветием, несущим мелкие (2.5—3.5 мм в диаметре) многочисленные корзинки на тонких, редко расположенных веточках. В верхней части стеблей, на листочках обвертки и на дважды перисторассеченных листьях с мелкими лопатчато расширенными дольками весьма обильны точечные железки при полном отсутствии волосков. Благодаря перечисленным особенностям общий облик *A. glabella* Kar. et Kir. весьма отличен от всех вышеописанных видов цикла.

Другие отличия характеризуют морфологию описанной нами *A. Dalailamae* Krasch. Это низкорослые (15—20 см) полукустарники с толстым корневищем, от которого почти у поверхности почвы отходят пучком простые тонкие прутьевидные, бесплодные и плодоносящие однолетние стебли, беловатые от короткого войлочного опушения. Укороченное кистевидное соцветие в нижней части снабжено укороченными боковыми веточками, вдоль которых расположены сближенные очень мелкие (1.5—2 мм) корзинки. Очень характерна интенсивная бурая окраска пленчатых окраин листочков обвертки. Своеобразны также многочисленные стеблевые листья, сильно укороченные (5—10 мм длиной), прижато-волосистоопушенные, перисторассеченные на мелкие толстые округлые и тупые дольки; вообще, листья нередко во время вегетации, благодаря, вероятно, местным условиям, подавляющим рост растений, не полностью развиваются и дольки их сближены вместе в разнобразные формы скопления.

Указанные выше морфологические особенности естественнее всего рассматривать как результат суровых климатических условий, в которых находится *A. Dalailamae* Krasch., распространенная в северо-восточной части Тибета (Цайдам и соседние районы) и представляющая, видимо, наиболее специализированный тип цикла *Heterotrichae*, морфологически наиболее уклоняющийся от всех разобранных выше его видов.

Цикл *Argyrotrichae*. Новую, довольно мощную ветвь развития, филогенетически весьма близкую к предыдущему циклу, представляет особая, весьма полиморфная группа, которую мы выделяем как цикл *Argyrotrichae*. Для него характерным признаком выступает весьма густое опушение

из более или менее длинных волосков, маскирующее часто многочисленные точечные железки.

В пределах весьма обширного евразиатского ареала этот цикл распадается на довольно большое количество видов, нередко хорошо обособленных и с весьма разнообразными условиями экологии. Кроме того, некоторые виды входят в качестве весьма обычных компонентов в состав различных типов растительности Евразии. В общем, большинство видов цикла, и особенно наиболее древние из них, — характерные бореальные ореоксерофиты, приуроченные к сухим светлым лесам, степным горным склонам, скалистым обнажениям, северным и южным степям Азии и Восточной Европы, а также к сухим высокогорным пространствам Центральной Азии, проникающие в отдельных видах в Гималаи, северный Иран и Среднюю Азию.

Географической областью первоначальной дифференциации начальных фаз развития цикла *Argyrotrichae* можно считать территорию ангарского центра. Видимо, именно здесь началось отщепление исходных типов от форм цикла *Heterotrichae*, более или менее синхронно развивавшихся и в то же время систематически близких, подобно, например, *A. subviscosa* Turcz., и накопление типичных для цикла *Argyrotrichae* признаков, в частности густого прижато-шелковистого или беловойлочного опушения. Есть основание думать, что уже в начале обособления цикла намечалось несколько самостоятельных линий развития. Одни дали серии, связанные преимущественно с лесными ценозами (светлыми сухими лиственичными, сосновыми или березовыми лесами, северными степями на мягких наносах); другие серии развивались главным образом как ореофиты-литофилы, в значении резко выраженных ксерофитов, не только требующих значительного количества тепла вместе с большой сухостью субстрата и малой относительной влажностью воздуха, но, с другой стороны, и легко переносящих при такой же сухости большие понижения температуры вегетационного периода.

К этой второй группе мы склонны относить довольно широко распространенную в Старом и отчасти Новом Свете серию *Frigidae*. Ее основной вид — *A. frigida* W. — весьма обычное растение средних широт Азии от Урала до восточных границ Забайкалья, а также почти по всей территории Центральной Азии. Это растение входит в состав большинства открытых степных ценозов в указанных географических пределах. Обнаруживая часто ясную приуроченность к скалистым и каменистым субстратам, *A. frigida* иногда распространена и на мягких наносах, заходя, кроме того, в светлые сосновые леса на песках и каменистых склонах. Местами, например в Западной Сибири и в Центральном Казахстане, *A. frigida* встречается целыми коврами на выгонах, так как интенсивный выпас на степных пастбищах, разрушая первоначальный травяной покров и освобождая, таким образом, полыни от излишней конкуренции прежней растительности, помогает интенсивному разрастанию *A. frigida*, которая обладает соответствующими приспособлениями, например способностью размножаться, частью вегетативным путем, и развиваться при вытаптывании и обкусывании животными на степных пастбищах в виде прижатых к земле дернинок.

Для развивающейся в естественных условиях *A. frigida* характерна также форма роста в виде рыхлой дернинки с многочисленными сильно ветвящимися и раскинутыми около земли многолетними побегами, которые невысоко над землей дают равным образом многочисленные однолетние побеги, большей частью сильно укороченные, бесплодные и окан-

чивающиеся пучками листьев; более высокие (10—40 см) цветущие побеги сравнительно немногочисленны. Листья некрупные, в общем сложно и мелко дважды перисторассеченные на очень мелкие (2.5 мм длиной. 0.5—1 мм шириной) дольки, из которых нижние 2—3-надрезные или цельные и сближенные к основанию черешка, остальные, наоборот, сосредоточены у вершины и перисто, лопастно или тройчато надрезанные на такие же мелкие заостренные дольки.

В пределах своего обширного ареала *A. frigida* очень изменчива по своему общему облику, причем полиморфизм весьма неопределенный и охватывает почти все признаки. В свое время Бессер в монографии секции *Absinthium* (1829) наметил ряд разновидностей, однако не удержавшихся в литературе, так как указанные признаки не имели существенного значения и оказались плохо выдержанными на новом материале. Как показывает просмотр бывших в нашем распоряжении больших коллекций, личные полевые наблюдения, а также анализ ареала и учет литературных данных, собственно к типу *A. frigida* W. s. str., т. е. в том смысле, как ее понимал сам Вильденов, руководствуясь описанием во «Флоре Сибири» Гмелина, следует относить только те формы, которые распространены преимущественно в горно-лесных районах Сибири и Урала. Это сравнительно высокорослые формы с рыхлой, слабо оформленной благодаря довольно длинным бесплодным побегам дернинкой, с относительно крупными листьями, разделенными на линейные удлиненные дольки, с широкометельчатым соцветием и некрупными расставленными корзинками.

С другой стороны, на более сухих солнечных местообитаниях в южных отрезках ареала, в степном Зауралье, степных и полустепных районах Казахского мелкосопочника, а также на территории Монголии и в степной части Забайкалья, тоже преимущественно на скальных субстратах, широко распространен целый комплекс мелких форм, которые всего естественнее рассматривать в качестве экологических, отражающих разнообразные условия обитания.

Весь этот комплекс форм, в основе выделенных еще Бессером, можно объединить под именем *A. frigida* W. ssp. *Willdenowiana* (Bess.) Krasch., т. е. толковать в объеме расы, морфологически недостаточно еще резко отмежеванной от типичной формы вида и связанной с последней многочисленными переходами. В целом данную эколого-географическую расу характеризуют различные проявления редукции, касающиеся целого ряда морфологических признаков. Обычно *A. frigida* ssp. *Willdenowiana* обладает более компактной дернинкой и сильно укороченными многолетними побегами. Сильно сокращены также листья, менее рассеченные и часто с тонкими нитевидно-линейными дольками; соцветие также подвергается значительному упрощению и вместо развесистой метелки имеет нередко вид короткого кистевидного, с немногочисленными некрупными корзинками. Вообще морфологическая изменчивость в целом внутри типа *A. frigida* весьма велика, и отдельные формы часто очень резко отличаются друг от друга и по общему облику, и по отдельным признакам, и по комбинациям последних. Однако все эти отклонения от среднего морфологического типа собственно *A. frigida* и отмеченной расы *A. frigida* ssp. *Willdenowiana* можно причислять к категории экологических мелких форм, отражающих действительно разнородные экологические условия, в которых растет этот вид.

Интересен факт отсутствия *A. frigida* в северо-восточной Азии, хотя этот вид в формах, близких к типичным сибирским, довольно обыкнове-

нен в Северной Америке, встречаясь, по данным американских ботаников, на высоких равнинах и в горах, от Саскачевана до Миннезоты, Канзаса, западного Техаса, северо-западной Аризоны, Юта, Британской Колумбии и Аляски; вместе с тем *A. frigida*, по тем же данным, была интродуцирована в Новую Шотландию, восточную Канаду и Нью-Джерси.

По описаниям американских ботаников и гербарным материалам, американское растение в видовом отношении действительно не отличимо от *A. frigida* W. Старого Света. Проникновение же этой полыни в Новый Свет, судя по характеру современного ареала, совершалось через высокие широты восточной Азии и было, видимо, не особенно отдаленным событием. Такая миграция вполне вероятна. Как показывает опыт применения некоторых форм в садовых культурах, *A. frigida* действительно весьма вынослива и достаточно морозостойка, например, в условиях европейской зимы («völlig winterharter Halbstrauch», как характеризует этот вид известная «Illustrierte Flora von Mittel-Europa» Hegi). Вместе с тем южная раса (*A. frigida* ssp. *Willdenowiana*) дает пример приспособления к более засушливым ксерофитным условиям, обладая значительно сильнее выраженными чертами ксероморфизма (приземистый рост, хорошо выраженная дернинка, обедненное кистевидное соцветие и т. п.).

Еще дальше в этом направлении продвинулись формы, систематически еще близкие к типу *A. frigida*, но уже составляющие, по нашему мнению, вполне самостоятельную серию *Xerophyticae*. Они обитают в центральной и южной Монголии, а также в Тибете на песках и, видимо, вообще на грубых (каменистых) субстратах. В данной группе следует видеть особую линию развития, которая в основном дифференцировалась экологически в существенно иной обстановке, сопровождаясь накоплением новых признаков. К числу таковых мы относим образование чрезвычайно мощной корневой системы и, кроме того, столь же сильное развитие толстых деревянистых надземных многолетних стеблей. Последние, не поднимаясь высоко, более или менее сильно разветвлены непосредственно над поверхностью почвы, так что у старых экземпляров создаются довольно мощные укороченные каудексы. Из них уже выходят весьма многочисленные, 15—20 см высоты, относительно тонкие однолетние стебли, обычно войлочноопушенные и оканчивающиеся сложной, дважды ветвящейся раскидистой метелкой, которая начинается от верхней половины стеблей. Многочисленные стеблевые листья, по размерам сильно редуцированные (0.5—1.5 см длины), дважды перисто рассечены. Верхние дольки их очень мелкие (1—2 мм), несколько изогнуты и тесно скучены вместе в небольшие комочки благодаря, очевидно, значительной сухости условий обитания.

Нужно напомнить, что подобный морфолого-биологический тип не менее хорошо выражен и в других группах сложноцветных Центральной Азии и отражает своеобразие местных экологических условий, которые вообще обусловливают подавленный рост и развитие вегетативной однолетней массы растений, вместе с тем сопровождаясь образованием весьма мощных корневых систем и сильным одревеснением многолетних укороченных побегов. Укажем, например, на выделенную нами *A. xylorrhiza* Krasch. из Монгольского Алтая, на *A. Wellbyi* Forb. et Hemsl., *Tanacetum tibeticum* Hook. et Thoms. с Тибета, *Tanacetum xylorrhizum* Krasch. с Памира. Тот же характер имеет весьма близкий к *A. xerophytica* Krasch. второй вид серии *Xerophyticae* Krasch., распространенный в Тибете и описанный Пампанини под именем *A. Younghusbandi* I. R. Drumm. Его отли-

чает еще более подавленный рост, менее сложное построение соцветия, мелкие корзинки, густое войлочное опушение всех частей растения. Результатом совершенно исключительных экологических условий, свойственных видам серии *Xerophyticae* (огромной сухости местообитаний и знойности климата вегетационного периода), вероятно, является очень сильный и своеобразный аромат растений, несколько напоминающий камфарный запах.

Таким образом, если в серии *Xerophyticae* можно видеть представителей типа так называемых термоксерофитов, развитие которых происходит в условиях значительного количества тепла летом и большой сухости климата Центральной Азии, то формы *A. frigida* W. следует рассматривать в значении бореальных ксерофитов, которые формировались в степных ценозах более северных широт, местами проникая (чаще как скальный элемент) на южную окраину лесной области, где они занимают наиболее инсолированные обитания.

Кроме того, в более возвышенных районах Сибири и Монголии, а также там, где резко континентальные условия местного климата создают нижнюю температурную инверсию уже среди рельефа типа средних гор, имеет место обособление форм новой серии *Petraeae* (которую может быть правильнее относить к типу криоксерофитов), рассматривая ее как новый не только морфологический, но и биологический тип. В его морфологии ясно выражены особенности, обычно свойственные именно тем группам рода *Artemisia*, которые формируются преимущественно как ореофиты — высокогорные или арктические элементы.

Одной из таких особенностей можно считать перестройку соцветия из ветвистого метельчатого в кистевидное вместе с увеличением диаметра корзинок и более или менее значительным увеличением в последних среднего количества цветков. В нашем конкретном примере (серии *Argyrophyllae*) указанные выше черты хорошо проявляются в описанной первоначально только для высокогорного района восточного Алтая *A. argyrophylla* Ldb. Однако в последующее время новые сборы показали, что этот вид распространен более широко, обитая как представитель абсолютно высоко расположенной горностепной растительности северной Монголии (Хангай и другие районы). В этом отношении *A. argyrophylla*, как экологический тип, видимо, несколько напоминает указанную раньше *A. altaiensis* Krasch. (*A. obtusiloba* Ldb. var. *fruticulosa* Ldb.), будучи весьма близкой к последней и по общему облику, хотя вместе с тем и весьма отличной, в частности по сильному серебристо-шелковистому опушению. Ледебур в своем описании отмечает, кроме приземистого дернистого роста *A. argyrophylla*, также относительно простое перистое рассечение стеблевых листьев, крупные корзинки (как видно из гербария Ледебура и по новым сборам, до 6 мм в диаметре), бурое окаймление пленчатых по краю, широко обратнояйцевидных внутренних листочков обвертки.

Уже Ледебур во «Flora rossica», выделяя в секции *Absinthium* особую группу Suffrutescentia var. herbacea perennia, помещает среди нее *A. argyrophylla*, с одной стороны между *A. sericea* Web. и *A. rupestris* L., *A. frigida* W. — с другой (карта 10); Декандоль в своем «Prodromus», заканчивая характеристику *A. argyrophylla* Ldb., добавляет: «Media fere inter sericeam et frigidam (Bess.)».

Еще более полно эти слова могут быть отнесены к оставшемуся неописанным, но сохранившемуся в гербарии Турчанинова его особому виду — *A. petraea* Turcz., на что было обращено внимание самим исследователем.

Кроме районов Байкала и Прибайкалья (например, окрестности бывшего пограничного караула Ханга), формы, близкие к *A. petraea* Turcz., обнаружены также по каменистым степным склонам в Восточном Саяне (Тункинский район, бассейн р. Иркут), сюда же могут быть отнесены формы, собранные в Верхоянском округе, т. е. уже в значительном отдалении от вышеуказанных местонахождений. Во всех перечисленных случаях, в общем, довольно хорошо проявляется характерный именно для *A. petraea* Turcz. комплекс мелких признаков: с одной стороны, рыхлая дернина с довольно высокими крепкими однолетними стеблями, обладающими, как у типичной *A. frigida*, иногда широким развесистым соцветием, с другой — относительно крупные (до 4—5 мм в диаметре) корзинки, нередко скученные по нескольку на боковых веточках и приближающиеся по размерам и расположению к *A. argyrophylla*, хотя, в общем, и более многочисленные, чем у последнего вида.

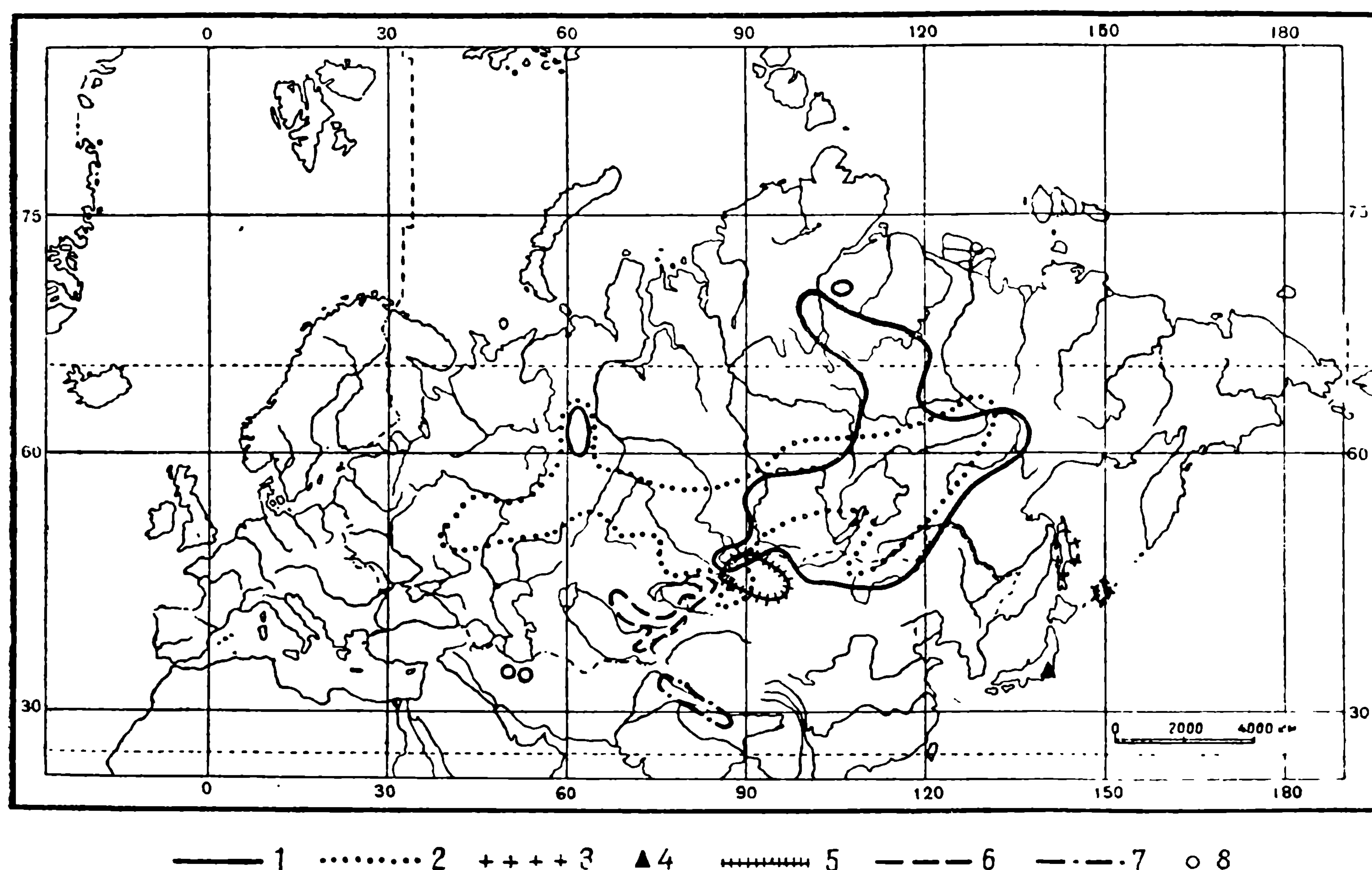
Описанные выше факты дают нам основание рассматривать *A. argyrophylla* Ldb. и *A. petraea* Turcz. в значении двух видов особой серии *Petraeae*, систематически представляющий как бы переходное звено между типом *A. frigida* и теми сериями, которые в цикле *Argyrotrichae* группируются вокруг другой характерной ангарской группы, куда как центральный вид должно относить *A. sericea* Web. Этот последний, выделенный Вебером на основании описания и рисунка во «Флоре Сибири» Гмелина, является весьма обычным растением средних широт Евразии, распространенным от района Средне-Русской возвышенности через области Заволжья, поднятие Уральского хребта, вдоль которого *A. sericea* поднимается довольно далеко на север, а в Зауралье и в равнинной части Западной Сибири снова несколько отступает к югу. В указанных схематично географических пределах *A. sericea* Web. — обычный, особенно к востоку от Урала, компонент луговых и северных разнотравных, а также кустарниковых степей и светлых березовых и сосновых лесов, в которых, однако, заметно преобладают формы, вегетативно развивающиеся, сравнительно редко цветущие и плодоносящие.

В средней горной Сибири северная граница распространения *A. sericea* Web. поднимается значительно к северу, доходя, например в бассейне р. Лены, до 62—63° с. ш. и входя таким образом в состав флоры горно-лесной области. Хотя и здесь (судя по указаниям на этикетках гербариев) она преимущественно тяготеет к сухим светлым лесным ценозам или еще чаще к южным каменистым, более или менее остепненным склонам. По морфологии *A. sericea* Web. представляет довольно высокий (в среднем 40—60 см) кустарник с ползучим деревянистым корневищем, выпускающим обычно один цветоносный и несколько бесплодных укороченных и в своей верхней части густо облиственных стеблей, с довольно многочисленными шелковистоопушенными листьями, обычно дважды перисторассеченными на мелкие линейно-ланцетовидные дольки. Соцветие имеет вид ветвистой метелки; довольно многочисленные шаровидные поникшие корзинки в большей части основного ареала сравнительно крупные, относительно многоцветковые, в то же время в западной части ареала, наоборот, видимо, преобладают формы с менее значительным количеством цветков и с более мелкими корзинками, выделенные Бессером под именем *A. sericea* Web. var. *Pallasiana* Bess.

Нам представляется, что в эту же серию *Sericeae* можно включить еще некоторые другие, систематически весьма близкие виды, но произрастающие в несколько иных экологических условиях и после значительного перерыва. Сюда мы относим, во-первых, формы, распространенные на Сахали-

не и на некоторых из Курильских островов. Обычно старыми авторами они также определялись как *A. sericea* Web. Максимович в своем обзоре восточноазиатских полыней (1872) относит сахалинские растения также к *A. sericea* Web., замечая при этом: «forma paulo discrepans».

Однако новые материалы дают основание считать, что те, в общем, не очень большие отличия, которые выделяют сахалинские формы, настолько устойчивы и постоянны, что, принимая во внимание также тип экологических условий (скалы, горные склоны) и оторванное местопроизрастание, здесь можно говорить об особом виде — *A. ajnorum* Krasch. Таким обра-



Карта 10. Ареалы видов цикла *Argyrotrichae*, серия *Sericaeae*.

1 — *A. sericea* var. *nitens* DC. (*A. Czekanovskiana* Trautv.); 2 — *A. sericea* Web.; 3 — *A. ajnorum* Krasch.; 4 — *A. Schmidtiana* Max.; серия *Argyrophyllae*: 5 — *A. argyrophylla* Ldb.; 6 — *A. Aschurbajevi* C. Winkl.; серия *Melanilepidae*: 7 — *A. minor* Jacquem.; 8 — *A. melanolepis* Boiss.

зом, по нашему мнению, его хорошо отличают от типичной сибирской *A. sericea* Web. прежде всего характер рассечения листьев на более узкие линейные удлиненные дольки, довольно мелкие корзинки (в некоторых случаях более чем вдвое меньшие), расположенные в относительно коротком, широкометельчатом соцветии, несколько иная, чем у *A. sericea*, форма роста, выражающаяся в развитии многочисленных, частью бесплодных нетолстых стеблей вместе со слабым развитием очень укороченных многолетних побегов, иногда образующих рыхлую, слабо оформленную дернину. В общем, вид этот морфологически ближе, как уже отмечалось Максимовичем, к установленной им *A. Schmidtiana* Max., которая распространена на островах Японии как абориген местной, видимо горной, флоры (например, гора Фудзияма), хотя уже сравнительно давно культивируется в садах. Судя по первоописанию Максимовича и по бывшим в наших руках материалам, для морфологии *A. Schmidtiana* Max. характерны: сравнительно невысокий рост (20—40 см), тонкие, снизу почти голые, лишенные

листьев стебли, в средней части густо облиственные, наверху переходящие в короткое метельчатое соцветие с довольно крупными (до 4—5 мм в диаметре) сильно опушенными корзинками; листья мягко серебристо-волосистые, отклоненные, самые нижние поникшие и при цветении засыхающие, в основном дважды перисторассеченные, с немногочисленными сильно расставленными вытянутыми линейными дольками (до 2—3 мм длиной).

Три вида серии *Sericeae* (*A. sericea* Web., *A. ajnorum* Krasch., *A. Schmidtiana* Max.), разобранные выше, в основном могут быть причислены к группе евразиатских бореальных ксерофитов, связанных в своем историческом расселении и систематической дифференциации с развитием ценозов сухих хвойных и лиственных лесов, а также разнообразных ксерофильных травяных группировок северной части степной области, причем наиболее древними звеньями, так же как в сериях *Frigidae* и *Argyrophyllae*, можно считать те формы, которые приурочены в общем к центральной части территории ангарского центра (см. карту 10).

Именно здесь, надо думать, началось первоначальное морфологическое обособление холодостойких и прошедших закалку резко континентального климата (свойственного, вероятно, с конца третичного времени области ангарского центра) биологических типов, при дальнейшем расселении сопровождавшееся усложнением местной экологической обстановки и более глубокой общей климатической перестройкой как в направлении из центра на восток, так и в более западные долготы в сторону Европы. Наметившаяся в течение плейстоцена и голоцена общая широтная зональность распределения растительности обусловила известные границы миграций отдельных видов названных групп и в северо-южных направлениях.

.К востоку от возвышенного Забайкалья в конечном итоге образовался значительный hiatus (от восточных границ Забайкалья до Тихого океана), ныне обособляющий виды крайнего Дальнего Востока (*A. ajnorum* Krasch. и *A. Schmidtiana* Max.) от основной области *A. sericea* Web. Что касается последнего вида, то он, как сказано выше, значительно расширяет ареал на территории, заполненной горными поднятиями Средней Сибири, от 62—63 до 52—53° с. ш. (средняя часть Хангая). Отсюда к западу *A. sericea* заметно сохраняет границы ареала в северо-южном направлении и в Западной Сибири, в Зауралье и в Предкавказье ограничивается лесостепными районами, являясь, подобно аналогичным же элементам циклов *Heterophyllae* и *Heterotrichae* (флористически того же порядка), мигрантом ангарского центра, входившим, вероятно, в состав плейстоценового флористического комплекса Сибири и до настоящего времени в некоторых районах продолжающим играть важную ценотическую роль, особенно в разнотравно-степных группировках лесостепи.

Следующая группа цикла *Argyrotrichae* — серия *Nitentes* является по своей природе чисто ореофитной, так как связана в своем развитии и обособлении с горными сооружениями Азии, вдоль которых она в целом расселена весьма широко. Основной, прародительской, формой этой серии можно считать *A. nitens* (Stev.) Krasch., обычно принимаемую как разновидность с крупными корзинками разобранной выше *A. sericea* Web. Но, кроме величины корзинок (достигающих иногда до 5—5.5 мм в диаметре), *A. nitens* отличает также преобладание форм с простым кистевидным соцветием, только иногда переходящим в обедненное метельчатое; кроме того, характерны формы со сравнительно широкими долями листьев, причем нередко листья в области соцветия цельные, широколанцетной формы, крупные. Интересно отметить, что в разное время в районах При-

байкалья собирались весьма своеобразные формы, резко отклоняющиеся по общему облику (обедненное соцветие, состоящее только из одной очень крупной корзинки, до 12—15 мм в диаметре, с длинными, превышающими цветки листочками обвертки, относительно слабо и неправильно перисторассеченными или даже цельными стеблевыми листьями). Повидимому, правильно мнение Бессера, указавшего при описании одного такого гербарного экземпляра из Даурии, что, вероятно, в данном случае имеется тератологическое изменение, вызванное укусами насекомых.

Ареал форм, которые можно относить к *A. nitens* (Stev.) Krasch., по нашему мнению, охватывает основную территорию ангарского центра. Наиболее обычны они в области горного Прибайкалья, встречаясь также в междуречье Енисея—Лены, где крайние местонахождения достигают северной части Средне-Сибирского нагорья (бассейн р. Медвежьей), и через подножья Саян и Алтая проникая, например, до Нарымского хребта, в альпийской области которого по старым сборам Карелина и Кирилова Пампанини описал особую форму с очень крупными корзинками — *A. sericea* Web. var. *nitens* DC. f. *Ledebourii* Pamp.

На уральской возвышенности формы, которые можно относить к *A. nitens*, распространены на горных склонах и скалистых обнажениях к северу от 60° с. ш.

В области основного ареала в средней горной Сибири *A. nitens* связана главным образом с открытыми южными склонами и скалистыми обнажениями, встречаясь у своей северной границы также на галечных аллювиях.

В общем, несмотря на резкие морфологические отличия типичных форм данного вида, именно в центральной части ангарского центра у него наблюдаются по характеру развития соцветия многочисленные переходы к типу *A. sericea* Web., что давало основание многим авторам вслед за Декандолем рассматривать *A. nitens* только как простую разновидность.

Однако есть одна особенность, которая, кроме более крупных корзинок в кистевидном, а не метельчатом соцветии, отделяет тип *A. nitens* от типа *A. sericea* Web. Она заключается в существовании внутри последнего вида вместе с формами, имеющими густое опушение цветоложа, также форм с голым или почти голым цветоложем. Это обстоятельство дало даже основание Траутфеттеру описать первоначально из бассейна р. Оленек особый вид — *A. Czekanovskiana* Trautv., исходя из факта отсутствия в некоторых случаях у этого вида опушения на цветоложе, хотя по другим признакам *A. Czekanovskiana* Trautv. не отличима от многих форм *A. nitens*. Нужно еще добавить, что знакомство с экземплярами, определенными самим Траутфеттером именно как *A. Czekanovskiana* Trautv., показало, что в некоторых корзинках наблюдаются, хотя и одиночные, довольно длинные волоски. Кроме того, и другие материалы свидетельствуют, что вообще среди типа *A. nitens* интенсивность опушения цветоложа очень изменчива и, видимо, в степени этого опушения не обнаруживается какой-либо строгой закономерности, так как в одном и том же местонахождении попадаются экземпляры с очень различными степенями густоты опушения цветоложа, что легко можно проследить путем просмотра при массовых сборах.

В данном примере наблюдается уже констатированная на отдельных примерах в цикле *Heterotrichae* невыдержанность такого важного, по мнению старых авторов (Бессера, Декандоля), признака, как опушение цветоложа, который действительно, видимо, не имеет важного значения в систематике рода *Artemisia,* хотя в некоторых видах и даже целых группах их оказывается достаточно выдержанным и постоянным.

Продолжая дальнейший систематический обзор серии *Nitentes,* мы считаем возможным относить к ней также *A. Aschurbajevii* C. Winkl., описанную Винклером (1887) первоначально для района Памира (Усть-Хатынарт), а также вполне идентичную с этим видом *A. sericea* Web. var. *turkestanica* C. Winkl., намеченную тем же автором в гербариях, но оставшуюся не описанной. Как показывают сборы многочисленных коллекторов, *A. Aschurbajevii* — хорошо выдержанный вид, довольно обычный представитель высокогорной растительности большинства хребтов Средней Азии, распространенный от Алайского хребта на юге, через Центральный Тянь-Шань, Заилийский и Джунгарский Алатау до хр. Саур на севере (см. карту 10). В этих географических пределах *A. Aschurbajevii* встречается в альпийском поясе на лугах, на склонах вдоль речных долин, на галечном аллювии и пр., хорошо выделяясь коротким рыхлым кистевидным соцветием с немногочисленными крупными корзинками (до 6—7 мм в диаметре), снабженными листочками обвертки, интенсивно буро окрашенными по краю, а также довольно многочисленными невысокими (10—25 см длиной) однолетними стеблями, в нижней части нередко голыми, с блестящей красновато-буроватой корой, в верхней части более или менее густо войлочноопушенными. Кроме нескольких плодоносящих стеблей, имеются еще более тонкие бесплодные побеги, иногда сильно укороченные (5—8 см длиной). В зависимости от условий роста создается или более рыхлая дернинка из длинных ветвящихся многолетних побегов, или последние сильно укорочены и сближены, образуя плотную дернинку, несколько напоминающую таковую у некоторых форм *A. argyrophylla* Ldb. От последнего вида *A. Aschurbajevii,* однако, хорошо отличается в ряде случаев значительно более удлиненными листьями, нередко с сильно расставленными ланцетно-линейными дольками, более или менее сильно удлиненными и заостренными.

В общем, судя по характеру ареалов, по ряду мелких, общих морфологических черт, по принадлежности к довольно близким экологическим условиям можно думать, что *A. Aschurbajevii* и *A. argyrophylla* по своим морфологическим и биологическим признакам можно считать результатом близких по конечному выражению, но вполне самостоятельных направлений развития; причем первый из названных видов можно рассматривать как одно из конечных звеньев серии *Nitentes,* более примитивные типы которых выражены, в свою очередь, в разобранных выше видах серии *Sericeae.* Что касается *A. argyrophylla,* то, как было показано выше, мы склонны видеть в ней аналогичную же ветвь, развивавшуюся тоже в высокогорных условиях, но уже из другого бореально-ксерофитного типа, к которому, по нашему мнению, следует относить *A. frigida* W. и *A. petraea* Turcz. Этим обстоятельством можно объяснить черты конвергенции, дававшие основание старым авторам (Бессеру, Декандолю, Турчанинову, Траутфеттеру) сближать с последними двумя видами и *A. sericea* и *A. argyrophylla.*

Несколькими страницами выше приводился факт неустойчивости для разбираемой группы такого признака, как опушение цветоложа. То же самое можно сказать о следующем виде, который нужно причислить к той же систематической группе, как нового члена серии *Frigidae.* Таковым является, по нашему представлению, *A. austriaca* Jacq., естественный ареал которой охватывает довольно обширную территорию, простирающуюся от верховий р. Иртыша на востоке до юго-восточной части Средней Европы (Моравия, Богемия, Нижняя и Верхняя Австрия, Крайна) на западе. Будучи обычнейшим растением степной и большей части пустын-

ной областей, *A. austriaca* наиболее южно распространена в сухих закаспийских областях, в северной части Ирана, турецкой Армении и советском Закавказье, где иногда указывается чрезвычайно близкий вид — *A. orientalis* W., отличающийся от типа, судя по литературным указаниям, высокими прямыми стеблями и короткими веточками соцветия.

В только что указанных географических пределах *A. austriaca* Jacq. входит в состав самых различных степных ценозов, встречаясь также на сухих лугах, нередко на лучше увлажняемых местообитаниях как полупустынной, так и пустынной областей, например, между Каспийским и Аральским морями в ложбинах, мелких понижениях. Кроме того, в районах интенсивного выпаса, особенно в степных местностях Западной Сибири, Северного Казахстана, европейской части СССР, *A. austriaca* часто разрастается в большом количестве и при усиленном сбое первоначального травостоя, когда многие его элементы исчезают и частью заменяются наиболее злостными сорняками, во многих случаях становится доминантным растением, образуя полынные «толоки» на деревенских выгонах и на залежах, причем развивается в форме прижатых к земле дернинок — «латок». Это связано главным образом со способностью корневой системы образовывать ветвистые многолетние побеги, распластанные вдоль поверхности и легко выдерживающие сильное вытаптывание.

Кроме того, такие побеги, видимо, сравнительно легко восстанавливаются после многократного обкусывания пасущимися животными на естественных пастбищах. В этом отношении *A. austriaca* обладает такими же биологическими особенностями, как и систематически родственная ей *A. frigida* W. Нужно также отметить большую морфологическую близость между этими видами, по формам молодых бесплодных побегов с первого взгляда даже трудно отличимых. Это, между прочим, было одной из причин ошибок в определении, что привело, в свою очередь, к некоторым неверным указаниям в соответствующей литературе, освещавшей границы распространения этих двух видов.

В дополнение к приведенному выше ареалу *A. austriaca* Jacq. необходимо прибавить, что этот вид сравнительно легко распространяется и укореняется как сорное растение довольно далеко за указанными пределами, например приводится для многих пунктов Германии (Берлин, Киль, Гамбург, Бремен, Эрфурт, Мюнхен, Мангейм и др.), Франции (южная часть Лотарингии). Есть старые указания для Польши (Варшава), Калининграда, некоторых пунктов лесной области европейской части СССР. В гербарии БИН АН СССР имеются сборы *A. austriaca* из Приморской области, очевидно занесенные вдоль железнодорожного полотна.

Факты этого рода указывают на способность данного вида хорошо приспособляться к условиям, весьма далеким по экологии от тех, в которых протекало его первоначальное развитие. Даже и здесь, как было указано несколько выше, *A. austriaca* также легко выходит за пределы обычно свойственных ей растительных группировок и хорошо осваивает территории, где неблагоприятные посторонние факторы (выпас, распашка целинных степей и пр.), действуя губительно на автохтонную степную флору, могли в некоторой степени помогать этому виду осваивать новые территории, освобожденные от конкуренции прежней растительности.

В старых систематических классификациях полыней *A. austriaca* Jacq. и *A. frigida* W. попадали в разные секции, так как у первого вида на большей части его ареала цветоложе обычно голое, а у форм *A. frigida* густо волосистое. Однако в районах контакта массового распространения этих двух видов — в некоторых районах Западной Сибири и Восточного Казах-

стана — довольно обычны формы, по общему облику, величине и форме корзинок ничем не отличимые от *A. austriaca*, но имеющие не голое, а довольно сильно опушенное цветоложе.

По предложению Л. П. Сергиевской данная форма выделяется как *A. austriaca* Jacq. var. *barabensis* Serg. Возможно, что наличие голого цветоложа связано с процессами гибридизации или же свидетельствует о потере здесь такого устойчивого для типа *A. frigida* W. признака, как сильное опушение цветоложа при расселении в более западные области Евразии серии *Frigidae* и при последующей дифференциации внутри последней нового вида, т. е. *A. austriaca* Jacq. При этом существенно меняется и экологическая природа вида, так как в противоположность *A. frigida* W., обычно приуроченной к грубым каменистым субстратам, *A. austriaca* Jacq. оказывается преимущественно связанной уже с мягкими глинистыми или реже песчаными субстратами. Это прежде всего объясняется физико-географическими особенностями территории, занятой ареалами вида. Для нее именно характерно преобладание пространств с мелкоземистыми почвами.

Как сказано выше, морфология вегетативных органов *A. austriaca* и *A. frigida* весьма близка у обоих видов, резче отличия в форме и величине корзинок — более крупных и шаровидных у *A. frigida* и относительно мелких, яйцевидных у *A. austriaca*. В последней можно видеть редукционный тип, характеризующийся уменьшением размеров корзинки с одновременной потерей опушения цветоложа. Вероятно, в связи с развитием в несколько более мягких климатических условиях и с произрастанием на менее грубых субстратах, надземные части *A. austriaca* не так сильно одревесневают и не достигают такой толщины, как у некоторых форм *A. frigida*.

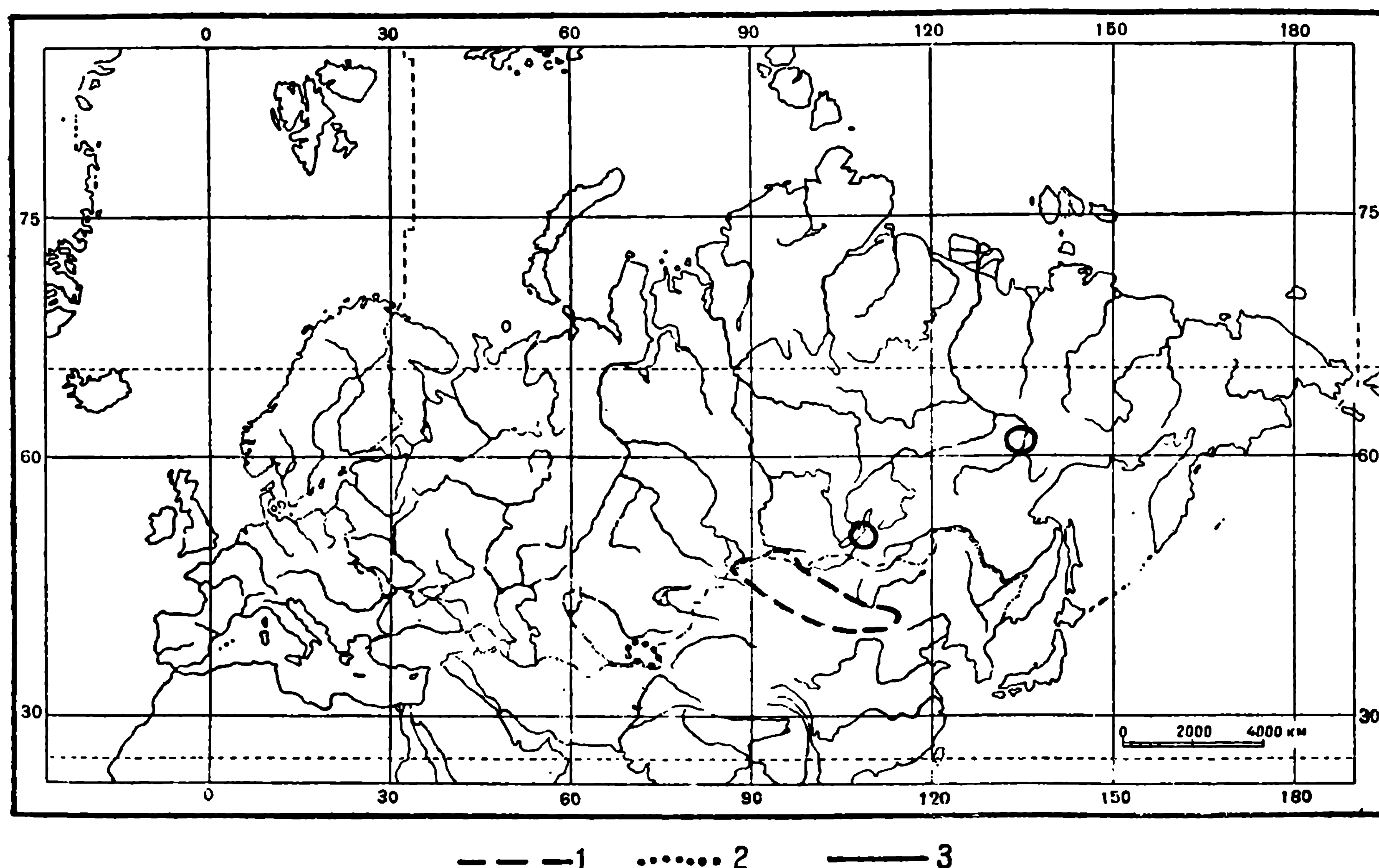
Особой линией развития цикла *Argyrotrichae*, географически довольно сильно в настоящее время изолированной от ареала серии *Nitentes*, можно считать виды, систематически близко родственные этой серии, но как биологический тип довольно резко отличающиеся и составляющие новую серию — *Melanolepideae* Krasch.

К последней мы относим два весьма близких вида — *A. minor Jacquem.* и *A. melanolepis* Boiss., имеющих облик малозаметных, едва поднимающихся над землей небольших дернинок, с серебристо-войлочным опушением, маленькими мелко рассеченными, ароматичными листьями, укороченными многолетними побегами, низкими однолетними стеблями с укороченным кистевидным соцветием с очень немногочисленными корзинками, листочки которых резко выделяются благодаря интенсивно черной окраске. *A. minor Jacquem.*, отличающаяся более мелкими корзинками, распространена в высокогорной области Гималаев, на высоте 4570 м. *A. melanolepis* приурочена к альпам северного Ирана (хр. Эльбурс, гора Демавенд), встречаясь на высоте 2850—3425 м (см. карту 10).

Как на самостоятельную группу того же цикла можно смотреть на три следующих близко родственных, хотя в отдельности достаточно сильно друг от друга отличающихся вида — *A. cuspidata* Krasch., *A. caespitosa* Ldb., *A. Kuschakeviczi* Winkl. (карта 11). Мы склонны объединить их в особой серии *Caespitosae*. Общими чертами, сближающими данные виды, являются приземистый рост, способность к образованию некрупных дернинок из более или менее сближенных коротких многолетних побегов, весьма укороченные листья, в различной мере рассеченные на мелкие дольки, или тройчатые, или, у более рослых экземпляров, перистые и дважды перистые и довольно густое опушение всего растения, обычное

для цикла *Argyrotrichae*. Общий ареал серии — южная Сибирь, Центральная Азия и горная восточная часть Средней Азии.

В общем, только что названные три вида входят в состав ксерофитной бореальной флоры, в целом формировавшейся в названных областях преимущественно как ореоксерофитная. Наиболее примитивным видом серии *Caespitosae* мы склонны считать *A. cuspidata* Krasch., расселенную в области ангарского центра и пока известную нам только из немногих пунктов: 1) из района Прибайкалья (например, побережье так называемого Малого Моря, в Малой Куркутской бухте и на о. Ольхон) и 2) из бассейна р. Алдана в качестве растения скал и остепненных склонов. Наи-



Карта 11. Ареалы видов серии *Caespitosae*.
1 — *A. caespitosa* Ldb.; 2 — *A. Kuschakeviczii* C. Winkl.; 3 — *A. cuspidata* Krasch.

более характерными признаками этого вида являются короткие листья, разделенные до основания на три ланцетные дольки с тонким заострением на конце, густо расположенные вдоль укороченных бесплодных побегов и невысоких простых стеблей, а также немногочисленные, довольно крупные корзинки, собранные в простом кистевидном соцветии. Следующий вид — *A. caespitosa* Ldb., обычен на обширной территории Центральной Азии, обитает на щебнистых или песчаных склонах гор, в сухих руслах, реже на засоленных лугах речных долин и озерных впадин полупустынных районов восточной Гоби, Монгольского Алтая, южного Хангая. В пределах СССР *A. caespitosa* известна из Чуйской степи, откуда и была первоначально описана Ледебуром. Чуйские растения довольно заметно отличаются по общему облику, представляя небольшие (5—6 см высоты) дернинки с обедненным, обычно кистевидным соцветием. Монгольские растения в среднем отличаются более крупными размерами (до 20—30 см высоты), часто многочисленными стеблями, у рослых экземпляров кистевидное соцветие со скученными в верхней части корзинками сменяется ветвистым метельчатым, с многочисленными, более или менее далеко от-

ставленными корзинками. Кроме того, вместе с указанным Ледебуром рассечением листьев на 3—5 ланцетно-линейных мелких долек наблюдаются перистые или дважды перисторассеченные более удлиненные листья; довольно густое войлочное опушение мелких приземистых форм становится менее значительным у крупных, благодаря чему растения приобретают вместо серой зеленовато-серую окраску. Несмотря на большую изменчивость в общем облике растения, как у высокорослых, так и у приземистых формы и размеры корзинок остаются без изменения (цилиндрические, шаровидно-яйцевидные, 2—3 мм в диаметре). Как характерное отличие можно также отметить для *A. caespitosa* слабое развитие очень укороченных многолетних побегов, благодаря чему создается та форма дернинки, которая хорошо отвечает видовому названию, данному Ледебуром.

Значительно более мощного развития достигают тоже относительно короткие многолетние каудексы, у последнего вида разбираемой серии — *A. Kuschakeviczii* Winkl., видимо частью погруженные под уровень почвы; этот вид распространен на грубых (каменистых и песчаных) почвах склонов и долин от восточных районов возвышенности Памира до Алайской долины и рр. Кизыл-Су и Сурхоба, спускаясь здесь до высоты около 1400 м.

Памирские растения, соответствующие типу вида, образуют низкие (5—8 см) дернинки, обычно составленные из нескольких многолетних побегов, которые или оканчиваются густым пучком коротких, густо опушенных листьев с длинными широкими черешками, расширенными при основании, а в верхней части обычно разделенными на несколько мелких тройчатых, более или менее сближенных лопатчатых долек, или же несут простые стебли, 3—5 см длиной. Соцветие кистевидное с плотно расположенными, немногочисленными шаровидно-яйцевидными корзинками до 3 мм в диаметре, окруженными цельными или перистыми листьями; характерны также широко овальные листочки обвертки, как и все растение серебристо-войлочноопушенные.

В остальной части ареала распространены уже более рослые формы, до 20—30 см высоты, с более или менее ветвистым метельчатым соцветием, удлиненными листьями, более расставленными и вытянутыми дольками, иногда с менее густым опушением. Большинство этих форм, судя по этикеткам в гербарии, связаны с грубыми песчано-каменистыми наносами рек, вдоль которых *A. Kuschakeviczii* может спускаться в абсолютно более низкие районы. В связи с хорошими местными экологическими условиями (долинные местообитания с лучшим увлажнением), а также более благоприятной общеклиматической обстановкой сравнительно с сухим климатом Памира, видимо, и возникают вышеописанные высокорослые формы, по общему облику очень отличные от обитающих на высотах Памира. Аналогичные направления морфологической изменчивости, как было выше отмечено, можно констатировать и для *A. caespitosa*.

Если прибавить сюда характеристику, данную для *A. cuspidata* Krasch., то в целом виды серии *Caespitosae* дают не только разнообразную морфологическую картину, но и обнаруживают не менее значительную разницу своей экологической природы. Кроме того, нужно также учесть и географическую изоляцию ареалов отдельных видов. Таким образом, факт значительного разрыва в географическом распространении вместе с указанными особенностями экологии и морфологии склоняет к мысли, что данная видовая группа действительно отражает отдельные этапы определенной линии филогенетического развития, начинающей свое

систематическое обособление в цикле *Argyrotrichae* сначала в лице форм, близких к *A. cuspidata* и первоначально, видимо, входивших в состав флоры типа бореальных ксерофитов ангарского центра вместе с родственными видами серий *Frigidae*, *Sericeae*, *Nitentes*.

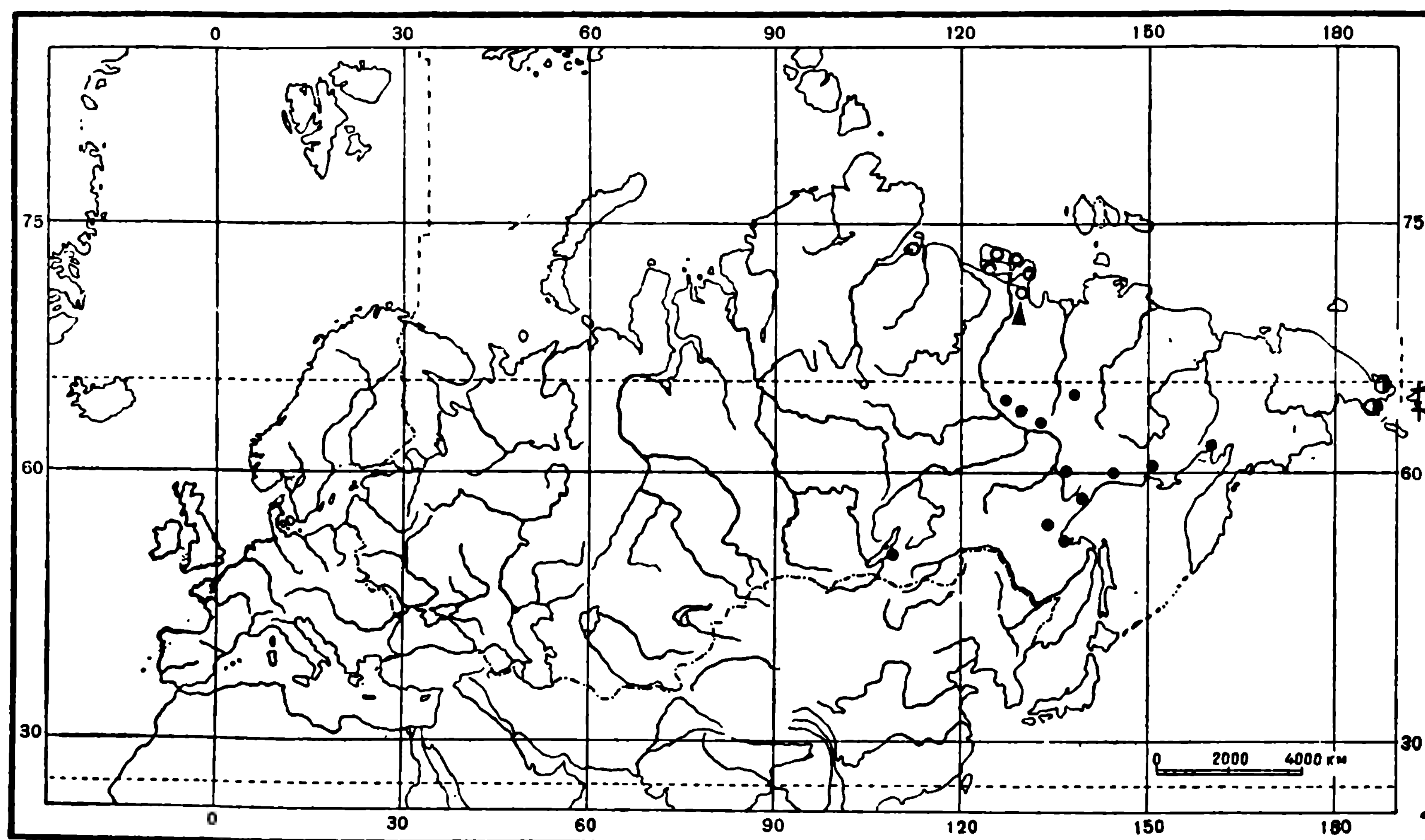
В качестве следующего этапа можно считать дифференциацию уже на территории центральноазиатского центра форм *A. caespitosa* Ldb., развившихся, однако, как новый тип горного ксерофита в условиях значительно возросшего количества тепла вегетационного периода и большей общеклиматической сухости, хотя некоторые формы *A. caespitosa* приурочены к сравнительно благоприятным экологическим условиям (русла горных долин, сухие засоленные луга, солончаки). Вместе с тем другая часть форм с ясными проявлениями подавленного вегетативного развития выходит здесь же на горные склоны биологически, видимо, в значении термоксерофитных типов. Те же морфолого-биологические закономерности замечаются и для *A. Kuschakeviczii*, высокогорные формы которой можно квалифицировать как тип южных криоксерофитов, развивавшихся в этих широтах только на значительных абсолютных высотах.

Если припомнить сказанное раньше при систематическом разборе других групп цикла *Argyrotrichae*, то выводы, полученные после анализа серии *Caespitosae*, вполне можно сопоставить с заключениями, уже сделанными прежде. Так, по отношению *A. frigida* W. уже высказывались соображения, почему есть основания рассматривать ее формы как бореально-ксерофитную линию развития, формировавшуюся в средних широтах Евразии и Северной Америки. В то же время можно принимать близко родственную *A. argyrophylla* Ldb. в качестве криоксерофитного, а центральноазиатские A. *xerophytica* Krasch. и *A. Younghusbandi* Drumm.— в качестве термоксерофитных морфолого-биологических типов. Далее, если виды серии *Sericeae* (*A. sericea* Web., *A. ajnorum* Krasch., *A. Schmidtiana* Max.) выступают в большинстве форм как бореальные ксерофиты, зародившиеся, вероятно, в конце третичного времени в ангарском центре, то здесь же, главным образом на скальных местообитаниях лесной области, обособился в том же значении тип *A. nitens* (Stev.) Krasch. Другой вид, входящий в ту же серию *Nitentes*, представленный в горах Средней Азии, именно *A. Aschurbajevi*, может рассматриваться в значении криоксерофитного типа, дифференциация которого происходила уже в более южных широтах и, кроме того, в высокогорной области — в альпийском поясе хребтов Тянь-Шаня и Памиро-Алая.

Выше, при морфологических и экологических характеристиках отдельных видов цикла *Argyrotrichae*, давался последовательный анализ наиболее существенных признаков, особенностей их сочетаний, а также подчеркивались главные закономерности в географическом и экологическом расселении видов. Далее, проделанный филогенетический анализ помог предложить обоснованную классификацию известных форм полыней, которые можно включить в состав данного цикла в пределах Евразии.

Цикл *Cryophilae*. Если, с одной стороны, филогенетически наиболее близкой к циклу *Argyrotrichae* можно считать серию *Subviscosae* выделенного нами из группы травянистых многолетников цикла *Heterotrichae* (начавшего свою дифференциацию также в ангарском центре), то с другой стороны, дальнейшей, вполне самостоятельной ветвью филогенетического развития, весьма близкой к видам цикла *Argyrotrichae*, по нашим представлениям, можно считать особый цикл, который мы предложили по его особенностям именовать *Cryophilae*. Составляющие его виды, как было уже показано в нашем «Опыте филогенетического анализа» (Крашенинни-

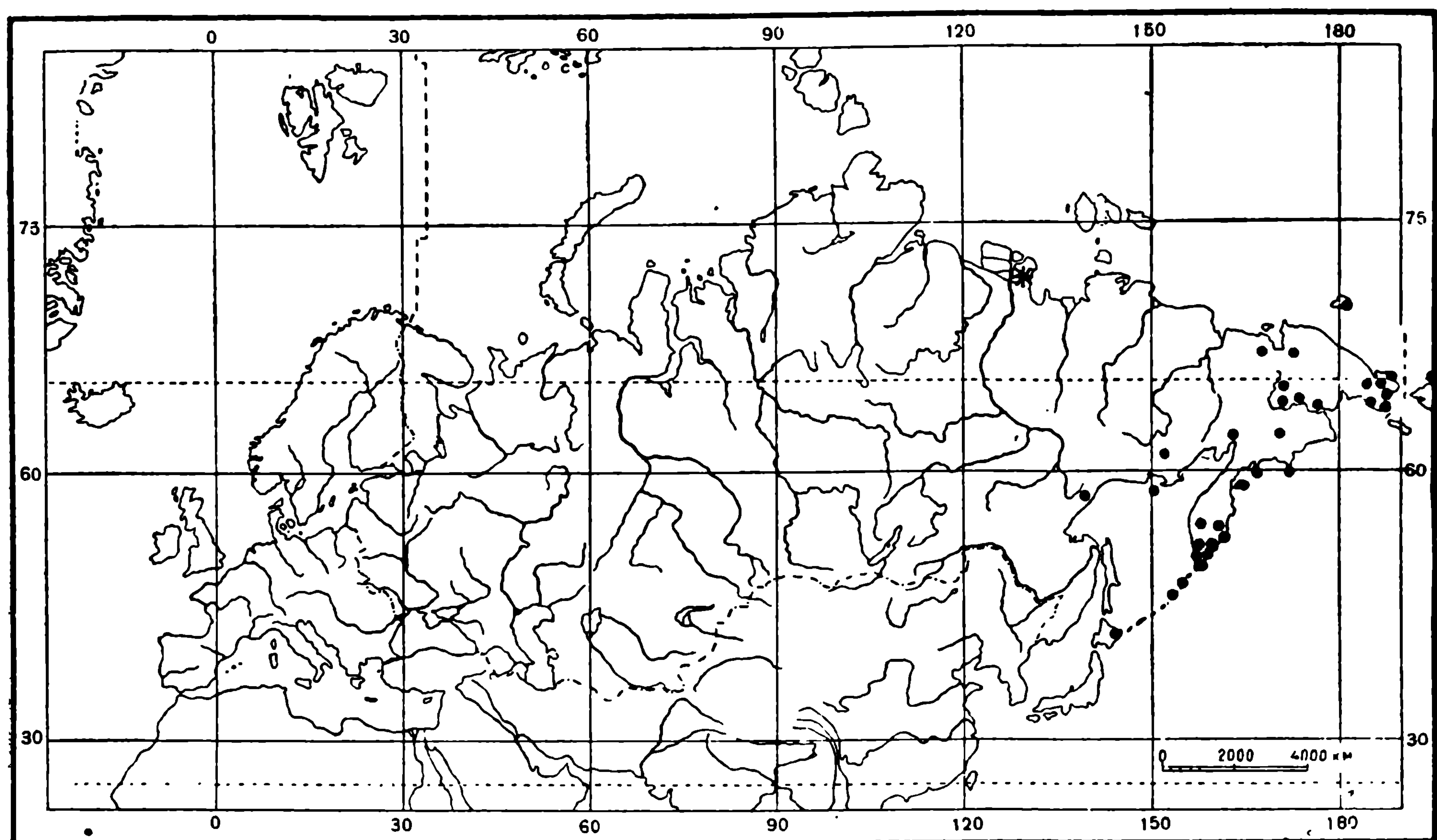
ков, 1946), распространены в северо-восточном секторе Евразии, а также в высоких широтах северо-запада Северной Америки и распадаются на три сериальные группы (карта 12). Напомним, что первая из них — серия *Angaro-ochotenses,* наиболее приближающаяся морфологически к некоторым видам цикла *Argyrotrichae*, частью (в лице *A. lagopus* Fisch.) входит в состав флоры альпийской области и иногда остепненных склонов лесной зоны в пределах горной страны от Байкала (о. Ольхон) на юге до Верхоянского хребта, Алдана и Колымы на севере и до Охотского моря на востоке, частью же (в лице *A. lagopus* Fisch. ssp. *abbreviata* Krasch., *A. Triniana* Bess.) расселена вдоль арктического побережья от р. Хатанги до



Карта 12. Ареалы видов цикла *Cryophilae*, серия *Beringenses*.
1 — *A. Senjavinensis* Bess.; 2 — *A. androsacea* Seem.; серия *Angaro-ochotenses;* 3 — *A. lagopus* Fisch.; 4 — *A. lagopus* ssp. *abbreviata* Krasch.; 5 — *A. Triniana* Bess.

дельты р. Лены. Вторая серия, *Arcto-pacificae,* в общем тяготеет к северным частям тихоокеанских побережий, проникая в Азию от северных Японских островов, через северные Курилы, Камчатку, некоторые пункты Охотского побережья, вдоль Чукотского полуострова до о. Врангеля и отсюда по побережью Северного Ледовитого океана до устья р. Лены. На американском берегу вид этой серии (*A. glomerata* Ldb.) встречается от северо-западной части до о. Ситки (карта 13). Наконец, третья серия — *Beringenses,* как нами уже указывалось, выражена двумя очень близкими видами — *A. senjavinensis* Bess. на Чукотском полуострове и *A. androsacea* Seem. на американском побережье. Для всех видов цикла, особенно входящих в состав арктических или высокогорных ценозов, очень характерны процессы редукции, охватывающие различные морфологические детали соцветий, образующих все переходы от кистевидного до щитковидного или плотно головчатого с немногочисленными корзинками, и листьев, дающих различные стадии рассечения от глубоко перистого до слабо тройчатого.

В общем, совокупность всех перечисленных фактов ясно свидетельствует о том, что в цикле *Cryophilae* нашли свое отражение как в общей морфологии, так и в особенностях биологии процессы не только определенной морфологической редукции, но также выработки резко специализированных типов, достаточно хорошо приспособлявшихся (в частности, в отношении криофильности) к жизни и дальнейшему развитию в действительно очень неблагоприятных условиях высоких, арктических широт. Таким образом, становление цикла *Cryophilae*, подобно систематической дифференциации уже разобранных циклов *Hyperboreae* и *Polyanthae*, рисуется нам биологически сначала как холодостойких ореофитов преимущественно



Карта 13. Ареалы видов цикла *Cryophilae*, серия *Arcto-pacificae*.
1 — *A. glomerata* Ldb.; *2* — *A. Steveniana* Bess.

для альпийского (гольцового) пояса в средней и северной половинах ангарского центра. Позже, в условиях потепления высоких широт, при исчезновении здесь и в средних широтах ледниковых барьеров, частью может быть в районах еще оставшегося перигляциального типа климата, происходила последующая выработка и вычленение настоящих арктофилов, иногда территориально замыкавших свое филогенетическое развитие в строго определенных областях высоких широт (эуаркты восточной Азии).

Цикл *Leucophorae.* Особая группа видов подрода *Euartemisia*, которую, по нашим представлениям, есть основание сопоставить систематически также с циклом *Argyrotrichae*, развивалась географически уже в диаметрально противоположном направлении — именно в западной части Евразии, охватывая здесь территории Средиземноморья вместе с окаймляющими их горными системами (среднеевропейскими Альпами, Кавказом, Крымом, горами Испании и северо-западной Африки). Эта группа может быть выделена как цикл *Leucophorae* и обычно представлена сильно ароматичными, часто образующими розетки низкими полукустарниками с

густым серебристым опушением и более или менее сильно обедненным кистевидным соцветием. Согласно европейским авторам, большинство видов группируется в горах Средней Европы. Один из видов этой группы — *A. laxa* (Lam.) Fritsch — указывается как растение скал и морен до высоты 3000—3700 м, вместе с тем вдоль долин спускающееся до 400—560 м. Другие виды, подобно *A. Genipi* Weber, *A. nitida* Bertol., *A. glacialis* L., *A. petrosa* (Baumg.) Jan., *A. Mutellina* Vill.,[1] распространены, судя по европейским сводкам, в Альпах в общем в пределах от 1300 и 3800 м на скалах, моренах, горных склонах и обрывах. Кроме ряда мелких форм, приводятся также гибриды, и вообще во флористических сводках многие виды этой группы теперь сопровождаются довольно многочисленной синонимикой, что свидетельствует о разнообразии взглядов на ее систематику и о неустойчивости в понимании объема видов у различных авторов европейских флор (до сих пор отмечающих необходимость дальнейшего изучения ее систематики).

В тот же цикл, естественно, включаются довольно обычные в горах Кавказа и Малой Азии *A. splendens* W. и *A. caucasica* W. Из них первый вид, наиболее близкий к некоторым из вышеуказанных европейских альпийцев, также расселен, кроме хребтов Малой Азии, в альпийском поясе Кавказа и Закавказья и проникает в высокогорья северного Ирана. *A. splendens* W., по мнению Буасье, отличается от близкого вида *A. caucasica* W. более крупными корзинками, часто сидящими на длинных цветоносах, и цветочками, на вершине не шерстистыми, а коротко волосистыми. Последний обитает более низко — в субальпийском поясе и на степных, нередко каменистых склонах Кавказской горной страны и некоторых районов Малой Азии.

Кроме того, формы, близкие к *A. caucasica* W., известны с каменистых степных склонов многих пунктов южного берега Крымского полуострова, а за последнее время обнаружены в аналогичных экологических условиях и на южной Украине. Вместе с тем на северном склоне кавказского поднятия (район Кисловодска и соседних островных гор, лакколитов Бештау и др.), в общем в довольно близкой обстановке, обособляется мелкий вид *A. Grossheimii* Krasch., который отличается от *A. caucasica* W. удлиненными узколинейными дольками листьев на бесплодных побегах, более сложным кистевидным соцветием, иногда переходящим в узкометельчатое.

Морфологически весьма большую близость к *A. caucasica* W. обнаруживают формы из западных частей Средиземья, приуроченные также к средним частям горных склонов и входящие в состав местной нагорно-ксерофитной растительности. Таковыми являются, во-первых, *A. pedemontana* Balbis, указываемая для района Пьемонта, а также *A. Assoana* Willk., растущая в горах Испании и северной части Африки.

Таким образом, на примере *A. caucasica* W. и *A. splendens* W. хорошо выступает характерная для цикла *Leucophorae* (так же как это было констатировано для некоторых групп цикла *Argyrotrichae*) способность вырабатывать систематически близкие типы, селящиеся, с одной стороны, в высокогорных условиях (в альпийской области), а с другой — растущие среди горностепной растительности, хорошим примером чего является только что разобранная пара близких видов — *A. caucasica* W. и *A. splendens* W.

---

[1] Европейскими авторами большинство альпийских форм цикла также относится к полукустарникам, так как, несмотря на слабое одревеснение, их зимующие почки располагаются над поверхностью почвы.

Наконец, в цикл *Leucophorae* можно включить, видимо в объеме совершенно самостоятельной, в наше время достаточно хорошо обособившуюся ветвь развития, эндемичную для юго-востока европейской части СССР *A. hololeuca* М. В. Как известно, этот очень характерный по общему облику вид довольно обычен в бассейнах Дона и Донца, на юге переходит в бассейн р. Миуса; в общем, он распространен в пределах 48° 30′ и 50°30′ с. ш., встречаясь исключительно на меловых обнажениях, столь многочисленных вдоль речных долин в названных пределах. Обращает на себя внимание большая морфологическая выдержанность, слабый полиморфизм, строгая экологическая приуроченность этого своеобразного вида. Характерной для его морфологии можно считать комбинацию следующих признаков: заметное одревеснение многолетних побегов, густое беловойлочное опушение, дважды перисторассеченные нижние и просто перистые верхние листья, с тупыми линейными дольками, безлистное развесистое метельчатое соцветие с довольно крупными корзинками, листочки обвертки которых также густо белоснежно-шерстистые. Следует еще отметить полное отсутствие опушения на цветоложе, в противоположность большинству остальных видов цикла, где цветоложе обычно густо волосистое.

Во всяком случае, на территории юго-восточной Европы отсутствуют какие-либо формы, которые можно было бы систематически непосредственно связать с *A. hololeuca* М. В. Можно думать, что в лице последней мы имеем прямой результат длительной изоляции в условиях развития в такой своеобразной экологической обстановке, каковой является меловой субстрат. Ныне наблюдающееся весьма значительное систематическое обособление *A. hololeuca* М. В. в конечном итоге привело, может быть при различной степени продолжительности географической и экологической изоляции, к постепенному отмиранию и исчезновению каких-либо более близких собственно к типу *A. hololeuca* М. В. форм, которые можно бы систематически рассматривать как «переходные» к раньше разобранным группам цикла.

Как хорошо известно, меловая флора юга европейской части СССР содержит целый ряд более или менее сильно обособленных, свойственных исключительно мелам видов из различных семейств, хорошо отличимых от форм тех же родов окружающей степной флоры. Вполне возможно рассматривать *A. hololeuca* М. В. также в значении подобного резко специализированного морфологического типа. Биологические свойства его обеспечили возможность существования в обстановке крайне своеобразного солевого и водного режима меловых обнажений вместе с соответствующей морфологической адаптацией, помогавшей закрепить нужные признаки. Таким образом, *A. hololeuca* М. В. постепенно распространялась на территории развития меловых пород по мере роста эрозионной деятельности вдоль речных долин, где обычно выходят на поверхность меловые обнажения.

Установленные выше циклы *Argyrotrichae, Cryophilae* и *Leucophorae,* согласно сказанному, всего естественнее рассматривать в непосредственной филогенетической связи. Можно думать, что центральное положение, и не только в смысле географическом, занимает цикл *Argyrothrichae*, в целом обладающий наиболее примитивными морфологическими чертами, частью общими, например, с циклом *Heterotrichae*, но вместе с тем имеющий и новые признаки, общие с циклами *Cryophilae* и *Leucophorae*. Признаком, объединяющим эти три группы, служит постоянное, весьма густое войлочное опушение, сопровождающееся сильной ароматичностью расте-

ний, что, видимо, связано с особенностями развития данных групп, представляющих пример ореоксерофитных евразиатских элементов, расселявшихся среди различных типов растительности.

Нам представляется, что наиболее древней группой следует принять цикл *Argyrotrichae*, первоначально оформившийся в ангарском центре в составе характерных для последнего холодостойких ксерофитных типов и давший по мере географического расселения и дальнейшей морфологической дифференциации несколько более или менее сильно обособившихся линий развития, в основном приуроченных к тем или иным экологическим условиям.

Таким образом, серия *Sericeae* оказалась связанной с типами светлых хвойных (сосновых, лиственичных) и березовых лесов и северных степей средних широт Евразии, распространившись из ангарского центра на восток с перерывами (в бассейне Амура), в общем, до Тихоокеанского побережья (Курильские острова, северная часть Японии, Сахалин), а на запад — до Средне-Русской возвышенности вместе с другими сибирскими элементами (подобно *A. latifolia* Ldb., *A. armeniaca* Lam.; см. карту 8).

Серия *Nitentes*, начав обособляться в том же ангарском центре преимущественно как скальный ксерофит, проникла в альпийские области Средней Азии, сменившись еще южнее в высокогорьях Гималаев и северного Ирана серией *Melanolepidae*.

Экологически более разнообразно выражена серия *Frigidae*. Хотя ее зарождение, по всей вероятности, тоже следует связать с ангарским центром, общий ареал серии не только успел распространиться на Новый Свет, но ее местонахождения к нашему времени оказались изолированными на значительном пространстве северо-восточной Азии и северо-западной Америки от основного азиатского ареала. Последний также естественно распадается на две части: в первой, соответствующей лесостепной и южной части лесной области горной Сибири от Забайкалья до Западной Сибири, а затем, после перерыва, в некоторых горных районах Среднего и Южного Урала, как было уже отмечено раньше, распространены типичные формы *A. frigida*; южнее, в степных районах Южного Урала, Зауралья, Казахстана, южной Сибири и на большей части территории Монголии обитает уже более ксерофитная раса *A. frigida* W. ssp. *Willdenoviana* (Bess.) Krasch. Еще более резко выражены черты ксероморфизма в сериях *Melanolepidae, Xerophyticae, Petraeae,* которые, как сказано было выше, морфологически обладая рядом черт, промежуточных между сериями *Sericeae* и *Frigidae*, в то же время сравнительно с последними дают различные новые проявления морфологической редукции.

Можно думать, что расселение в альпийских областях ангарского центра, а также в высоких широтах северо-восточной Азии близко родственных циклу *Argyrotrichae* форм создало постепенно круг видов, объединенных нами в цикле *Cryophilae*, у которого редукционные процессы приняли еще более резкие и разнообразные формы. С другой стороны, путем постепенной длительной переработки древних форм цикла *Argyrotrichae*, по нашим представлениям, на противоположном конце Евразии — в горных областях, окаймляющих западное Средиземноморье, развертывалось видообразование цикла *Leucophorae*, как констатировано ранее, шедшее и в направлении формирования нагорно-ксерофитных и в направлении обособления альпийских типов. При этом в перечисленных случаях формообразовательные процессы вместе с выработкой специализированных видов сопровождались различно выраженной морфологиче-

ской редукцией, в некоторых случаях приводящей к заметной конвергенции с формами цикла *Cryophilae*. Напомним, что в свое время Ледебур при описании своего нового вида с Чукотского полуострова *A. glomerata* Ldb. сравнивал его с *A. glacialis* L. из альпийской области европейских Альп, обладающей аналогичным же обедненным головчатым соцветием. Можно указать также, что растущая вдоль северной части Тихоокеанского побережья *A. glomerata* Ldb. ssp. *curilensis* (Spr.) Krasch. по характеру соцветия весьма близка к другому виду среднеевропейских Альп — *A. laxa* (Lam.) Fritsch. Вообще, ряд общих морфологических черт (по характеру рассечения листьев, форме соцветия и другим признакам) сближает друг с другом отдельные виды трех разобранных циклов, свидетельствуя об их кровном родстве.

Как следует из сказанного, большинство видов разобранных трех циклов могут быть названы по преимуществу ореоксерофитами разного рода, приуроченными в своей видовой дифференциации к различным горным областям, причем особенности палеогеографии Евразии были причиной того, что наиболее древний первоначальный центр развития этих групп — ангарский — явился родиной цикла *Argyrotrichae*, откуда шло расселение видов последнего. Последующими этапами общего систематического развития подрода было, по нашим представлениям, обособление и дифференциация следующих циклов, обязанное выработке новых морфолого-биологических типов — или высокоширотных криоксерофитов (цикл *Cryophilae*), или нагорно-ксерофитных и высокогорных видов, развивавшихся в обстановке более южных областей Средиземноморья в условиях усиленной инсоляции (цикл *Leucophorae*).

В целом названные три цикла представляют достаточно далеко уклоняющиеся от исходных типов *Artemisia* и вполне самостоятельные ветви развития полукустарников евразиатских видов подрода *Euartemisia*, обладающих более сильно выраженными признаками ксероморфизма, чем, например, ветви, к которым принадлежат описанные нами раньше циклы *Euabrotani* и *Heterotrichae*.

Следующие, пока нами еще не анализированные, относительно немногочисленные группы того же подрода являются, в общем, более разнородными образованиями, которые, видимо, относительно давно начали свое систематическое обособление, благодаря чему в общей схеме построенного нами филогенетического древа подрода *Euartemisia* занимают положение двух крайних боковых стволов. Один из них, как нам кажется, можно толковать как крайнюю редукцию, составленную монокарпиками (одно-двулетниками), возникшую путем длительной переработки основного и наиболее древнего в роде типа травянистых многолетников. Другой ствол, занимая в той же филогенетической схеме противоположное положение, интересен тем, что здесь филогенетическое развитие начинается среди ясно специализированных типов, сильно опушенных и сильно ароматичных полукустарников, а заканчивается уже среди сильно обедненных, прошедших резкую морфологическую редукцию мелких групп монокарпиков с заметно ограниченными географическими ареалами, кроме того, с весьма специфической экологией.

Центры развития для большинства групп данного бокового ствола подрода *Euartemisia* перемещены в основном в более южные широты и, как нам представляется, связаны были с отдельными моментами формирования флоры древнего Средиземноморья.

Судя по значительной обособленности друг от друга некоторых циклов, соединявшие их в свое время систематически промежуточные звенья к

нашему времени исчезли полностью или успели так сильно переработаться, что не могут быть достоверно установлены в таком значении. Поэтому нижеследующие циклы по первому впечатлению представляются очень мало связанными между собой непосредственно. Однако филогенетический анализ приводит нас к возможности сделать такое обобщение и отнести к вышеуказанному боковому стволу развития подрода следующие группы, которые мы выделили как циклы *Crossostephiopsidae, Absinthii, Anethiphyllae, Intricatae.*

Цикл *Crossostephiopsidae* назван так нами на том основании, что виды входящей в нее наиболее примитивной серии *Lagocephalae* габитуально весьма напоминают монотипный род *Crossostephium* Less. (описанный, как считает Мерилл, Лессингом по культурным экземплярам с Филиппинских островов). Не без основания Линней еще в первом издании своих «Species plantarum» (1753) описал под именем *Artemisia chinensis* L. растение из Китая. Позже, когда стал известным особый характер семянок и наличие у них пленчатого паппуса (хохолка), это растение было отнесено Лессингом уже по филиппинским экземплярам к его новому роду и виду *Crossostephium artemisioides* Less.

Действительно, сравнивая аутентик, послуживший последнему автору для установления своего нового рода, и присоединяя сюда экземпляры уже дикой флоры с о-вов Лу-чу, собранные Райтом (Wright) и определенные американским ботаником Аза Греем (Asa Gray) как *Tanacetum chinense* (L.) Asa Gray, а также экземпляры с гор Похуа-шань в окрестностях Пекина, мы находим, что все перечисленные сборы по общему облику весьма близки к основному виду вышеуказанной серии рода *Artemisia*, именно к *A. lagocephala* Fisch.

В свое время Линней при описании *A. chinensis* L. по сборам своего современника Лагерштрема из Китая приводит в синонимике также ссылку на «Flora Sibirica» Гмелина, где описана и изображена *A. lagocephala* Fisch. — настолько велико внешнее сходство с ней того китайского растения, которое имел в виду Линней, незнакомый, однако, с характером его семянок. Вместе с тем обращают на себя внимание некоторые особенности в характере семянок *A. lagocephala*. Эти последние, приближаясь по общей форме к семянкам большинства видов рода *Artemisia*, однако не имеют гладкой поверхности, как обычно в роде *Artemisia*, но обладают ясно выраженной продольной ребристостью, особенно хорошо заметной в стадии незрелых семянок; кроме того, они на верхнем конце образуют хорошо заметную, выступающую окраину, однако без определенно оформленного коронковидного паппуса. Эти морфологические особенности склоняют нас к мысли видеть в них черты известной древности, связывающие род *Artemisia* с близкими систематически группами, в частности с родом *Crossostephium*. Напомним, что эндемичная для средней части азиатского побережья Тихого океана своеобразная *A. Stelleriana* Bess., обладающая ясно ребристыми, несколько вздутыми семянками и сравнительно многоцветковыми корзинками, по мысли американских специалистов по роду *Artemisia* Холла и Клементса (Hall and Clements, 1923), может рассматриваться как один из наиболее примитивных представителей рода. Напомним также отмеченный нами факт заметной ребристости семянок у отдельных высокоширотных видов *Artemisia* восточной Азии, где вообще можно предполагать сохранение ряда древних типов рода (Крашенинников, 1943, 1946).

К числу таковых мы относим и цикл *Crossostephiopsidae*, который в своем современном расселении связан с горными областями Азии; в ее

восточной части преимущественно проходила его видовая дифференциация. Особенно это приложимо к серии *Lagocephalae*, которая слагается из четырех весьма близких видов. Исходным можно считать *A. lagocephala* Fisch., распространенную на гольцах, каменистых россыпях и каменистых обнажениях лесной области Восточной Сибири между 42 и 65° с. ш. (северное Прибайкалье, восточное Забайкалье, северная Корея, Приморье от Владивостока до устья р. Амура, северная оконечность Сахалина, гольцовая область хребтов, заполняющих пространство между левобережьем Амура, побережьем Охотского моря и Леной, на севере до полярного круга).

Наиболее характерными чертами *A. lagocephala* являются: 1) мощное развитие многолетних сильно деревенеющих каудексов, у старых экземпляров многократно ветвящихся и достигающих значительной длины и толщины, благодаря чему создаются крупных размеров кусты; 2) весьма многочисленные однолетние стебли, оканчивающиеся узким метельчатым или же кистевидным соцветием, а также бесплодными укороченными побегами, увенчанными густыми листовыми розетками; 3) густое белое или серое войлочное опушение; 4) листья бесплодных побегов или нижнестеблевые, сверху более или менее глубоко надрезаны на 3, 5 или 7 округлых наверху долек; верхние стеблевые цельные, наверху округленно притупленные, книзу суженные; 5) корзинки полушаровидные, крупные, на недлинных ножках, поникающие.

Уже старые авторы (Бессер, Декандоль, Ледебур) отмечали, что у *A. lagocephala* нередки экземпляры, у которых на цветоложе наблюдается небольшое количество волосков («receptaculo subnudo»).[1]

Ледебур во «Flora rossica» трактует *A. lagocephala* Fisch. как разновидность — var. *triloba* Ldb. — своего вида *A. Besseriana* Ldb., к которому в качестве второй разновидности — var. *integrifolia* Ldb., по его мнению, можно причислить *A. litophila* Turcz. Турчаниновский вид остался, как известно, неописанным, и, например, Пампанини даже низводит его до простой формы [*A. lagocephala* Fisch. var. *Besseriana* (Bess.) Pamp. f. α *integrifolia* (Ldb.) Pamp.]. Отличия *A. lithophila* Turcz., действительно, весьма невелики и сводятся главным образом к форме листьев, в большинстве случаев цельных, в верхней части ланцетовидно вытянутых, на самой вершине несколько притупленных, с нижней стороны серовойлочных. Судя по имеющимся в нашем распоряжении материалам, *A. lithophila* Turcz., кроме того, выделяется и своим ареалом, так как распространена в аналогичных экологических условиях в области Восточного Саяна (кроме указанных еще Турчаниновым горных потоков Снежной и Ургудей у южного побережья Байкала, имеются сборы М. И. Назарова из Саян и П. Н. Крылова с гольца в пределах Тувы).

Также морфологически слабо отделяется следующий вид той же серии — *A. Krushiana* Bess., равным образом географически замещающий *A. lagocephala* Bess. и распространенный в тех же экологических условиях (гольцы, скалы и каменные россыпи по горным склонам, галечники долин) в более северных частях северо-востока Азии — в субарктических и южноарктических областях от 60° с. ш., между р. Леной, Чукотским полуостровом и побережьем Охотского моря, а на севере достигающий Ледовитого океана. Кроме ареала, *A. Krushiana* Bess. достаточно характеризует-

[1] Кроме того, в гербариях нередко попадаются экземпляры с уродливо развитыми корзинками, у которых цветоложе благодаря укусам насекомых сильно разрастается и покрывается густыми скоплениями волосков, образующими войлок; при этом все или только часть цветков в корзинке исчезают (эти образования именуются, как известно, галлами).

ся и морфологически — более мелкими и более сложно рассеченными листьями; в некоторых случаях они глубоко разрезаны в верхней части на 3 широких, к основанию слегка суженных дольки, причем последние, кроме того, на самой вершине еще надрезаны на 2—3 тупых зубца.

Некоторые прежние авторы (П. Глен, К. Максимович) рассматривали данный вид только как простую разновидность *A. lagocephala* Fisch. Новые данные, уточняющие область распространения *A. Krushiana* Bess., позволяют говорить о ней как о субарктической, высокоширотной географической расе, фиксирующей один из этапов морфологической эволюции серии *Lagocephalae*.

Филогенетически следующим этапом развития серии *Lagocephalae* можно считать описанную Ридбергом (Rydberg, 1916) *A. alaskana* Rydb., обитающую на крайнем северо-западе Америки вдоль нижнего течения р. Юкона и, по свидетельству американских авторов, не имеющую в североамериканской флоре близко родственных видов. Холл и Клементс (Hall and Clements, 1923) в своей филогенетической схеме секции *Abrotanum* помещают *A. alaskana* Rydb. в центральной группе, противополагая ее в смысле развития видам цикла *Vulgares* Rydb.

В сводке североамериканских видов рода *Artemisia* Ридберг причисляет свой вид к группе *Rutaefoliae* Rydb., считая его близко родственным *A. Turczaninoviana* Bess. из Сибири. Равным образом Холл и Клементс, разбирая морфологические особенности *A. alaskana* Rydb., сравнивают ее с тем же сибирским видом, присоединяя сюда еще *A. rutaefolia* Steph. и, кроме того, разобранную нами ранее *A. Krushiana* Bess. Последнее сопоставление нам кажется наиболее вероятным, и мы рассматриваем *A. alaskana* Rydb. в качестве второго высокоширотного вида серии *Lagocephalae*, отличающегося еще более сильным и разнообразным рассечением листовой пластинки; при этом нижние листья дважды рассеченные, первые 5 долей их тройчато разделены на продолговатые или линейные дольки; средние листья дважды тройчатые; самые верхние тройчатые или цельные, линейные.

Далее, для области Тибета Пампанини описал особую форму этой группы под именем *A. lagocephala* Fisch. var. *Tafeli* Pamp., характеризующуюся перисторассеченными стеблевыми листьями и голыми корзинками. Возможно, что здесь перед нами самостоятельный вид (*A. Tafelii* Mattf.) той же серии, которая географически связана главным образом с территорией восточной Азии до 90° в. д.

Существенно иным типом ареала обладает другая группа цикла *Crossostephiopsidae*, которую мы выделяем под именем серии *Turczaninovianae* Bess. и которая расселена как горноскальный тип в Центральной Азии, распространяясь к югу на высокие нагорья Тибета, на востоке доходя до горных групп окрестностей Пекина и до средней части селенгинской Даурии, на западе до горнопустынных районов восточного Алтая, горных поднятий Тянь-Шаня, Памиро-Алая, Афганистана.

В этих обширных географических пределах серия *Turczaninovianae* остается довольно выдержанной в общем типе, вместе с тем весьма сильно варьируя в мелких морфологических деталях. В целом можно думать, что перед нами один очень полиморфный вид, распадающийся на ряд географических рас или мелких видов, морфологически еще неясно отмежеванных друг от друга, но, в общем, тяготеющих к определенным районам. Все эти формы обладают мощными, часто сильно разветвленными деревянистыми, различной высоты многолетними побегами с буровато-серой корой, несущими обычно довольно многочисленные тесно облиствен-

ные, прямостоячие или отчасти несколько раскинутые однолетние стебли, которые иногда сохраняются до следующего периода вегетации; в общем наряду с мелкими кустиками часто образуются очень крупные, ветвистые, широко раскинутые кусты 30—80 см высоты. Общим для всех форм серии является характер рассечения листьев, обыкновенно черешковых, имеющих почти округлые или почковидные очертания и сложно дважды или трижды перисторассеченных на мелкие дольки различной ширины и очертаний. Общими также являются довольно густое серебристое опушение растения и сильный очень характерный аромат.

Но значительная изменчивость наблюдается в отношении формы листочков, а также построения соцветия и величины корзинок. Так, раса, описанная Шпренгелем и Бессером как *A. rutaefolia* Steph. и известная нам по старому гербарию Стефана, отличается обедненным кистевидным соцветием с весьма крупными немногочисленными полушаровидными корзинками, многократно рассеченными на тройчатые короткие дольки обратнояйцевидно-ланцетной формы листьями («foliis tripartito-multisectis, laciniis obovato-lanceolatis», — пишет в диагнозе Бессер, 1834, стр. 22). К сожалению, как часто бывает у старых авторов, местонахождение *A. rutaefolia* Steph. точно не указано. «In Sibiria orientali» — таково указание старых источников (у Шпренгеля, Вильденова, Бессера, Ледебура).

Уже из более определенных районов Сибири — южного Забайкалья (в окрестностях Селенгинска), Иркутской области — Бессер описал как особый вид, *A. Turczaninoviana* Bess., который, по автору, отличается следующими признаками: «foliis subsericeis, quinatisectis, laciniis omnibus trifidis, segmentis foliisque fasciculorum linearibus, obtusis» (l. c., стр. 23). Кларк установил самостоятельный вид *A. Falconeri* C. B. Clarke. Судя по бывшим в наших руках гербариям из Афганистана (сборы д-ра Джилса — Giles, «Gilgit expedition, south of Hindu-Kush»), английские авторы относят к этому виду формы с вполне ясно выраженным метельчатым соцветием, довольно мелкими корзинками и тонко рассеченными листьями с узкими линейными дольками. Пампанини (Pampanini, 1927), видевший оригинальные экземпляры Кларка, считает, что в видовом отношении *A. Falconeri* C. B. Clarke не отличима от *A. Turczaninoviana*.

Весьма обширные материалы Гербария БИН АН СССР из Центральной и Средней Азии дают представление о том, насколько велика может быть изменчивость внутри разбираемой сейчас группы, в особенности в отношений очертаний, длины, ширины листовых долей, характера соцветия, величины и количества корзинок в нем.

В смысле морфологическом тип, описанный в свое время Бессером как *A. Turczaninoviana* Bess., занимает среднее положение, имея средней величины довольно многочисленные корзинки, расположенные в широкое кистевидное соцветие, переходящее у более рослых форм в метельчатое; вместе с тем *A. Turczaninoviana* имеет средней длины и ширины дольки листьев. Однако наряду с типичными формами в тех же районах Средней Азии встречаются экземпляры, сильно уклоняющиеся от среднего типа: нередко дольки сильно удлиняются и приобретают узколинейную форму с длинным заострением в верхней части, корзинки становятся многочисленнее, мельче, соцветие приобретает характер метельчатого с довольно длинными боковыми веточками. Меняется также форма однолетних побегов, их размеры увеличиваются в 2—3 раза. Таким образом, нередко создаются формы, очень близкие по общему облику к тем, которые, как указано выше, относились некоторыми английскими авторами к

тибетской *A. Falconeri* C. B. Clarke. С другой стороны, в пределах Средней и Центральной Азии имеются все переходы к формам, давно описанным под именем *A. rutaefolia* Steph., т. е. несущим, как было процитировано выше, немногочисленные крупные корзинки в укороченном кистевидном соцветии и обладающим короткими широкими обратнояйцевидно-ланцетными дольками в общем значительно укороченных листьев.

Поскольку весь описанный комплекс видов связан многочисленными переходными, обычно прочно не закрепленными формами, к тому же не приуроченными к определенным географическим районам, а встречающимися в пределах всего ареала серии *Turczaninovianae*, будет наиболее целесообразно, по нашему мнению, принять наименование этого комплекса *A. rutaefolia* Steph. emend. В связи с этим названия *A. Turczaninoviana* Bess. и *A. Falconeri* C. B. Clarke, как предложенные позже, следует, видимо, рассматривать только в качестве синонимов *A. rutaefolia* Steph. или только в значении мелких форм последнего вида.

Как категорию таксономически более высокую, чем простая разновидность, в значении особой географической расы, возможно, следует выделять предлагаемую нами *A. rutaefolia* Steph. ssp. *kuenlunica* Krasch. Она распространена в южной части Центральной Азии, по свидетельству собиравшего ее путешественника Роборовского, на высоте 2000—3000 м в системе Куэнь-Луня (хр. Русский, Пржевальского и др.) на скалах, каменистых склонах, галечниках долин. Морфологически данную расу характеризуют чрезвычайно крупные (до 6—8 мм в диаметре) корзинки, сидящие на более или менее длинных ножках и расположенные в обедненном рыхлом кистевидном соцветии; сильно укороченные листья разделены веерообразно на мелкие (2—3 мм длиной) ланцетные или обратноклиновидные притупленные дольки. Однолетние стебли на всех виденных нами экземплярах равняются 10—30 см высоты, сравнительно негусто опушенные, тонкие. Листочки обвертки по краю, как и верхняя часть цветочков, интенсивно темнобуро окрашенные, что нередко наблюдается у высокогорных типов полыней.

Для еще более южных областей Центральной Азии — той части Тибета (Dzaka-chu, ок. 3840 м), которая примыкает к высотам Гималаев в районе Эвереста, английским путешественником Нортоном был собран особый вид — *A. Nortonii* Pamp. Описывая эту полынь, Пампанини (Pampanini, 1927) сближает ее с *A. Turczaninoviana* Bess. и отмечает, что главные отличия от последней заключаются в более низком росте, характере опушения (густо волосистое, а не прижато-серебристое), мелких корзинках (заостренных, а не круглых), внутренних листочках обвертки. Отсутствие дополнительных материалов из этих же областей лишает нас возможности убедиться, что признаки, отделяющие в первоначальном диагнозе *A. Nortonii* от других форм серии *Turczaninovianae*, не являются столь же неустойчивыми, как указывалось выше при ее общей характеристике и разборе полиморфизма отдельных систематических категорий. Весьма вероятно, например, что намеченная нами *A. rutaefolia* Steph. ssp. *kuenlunica* Krasch. связана на территории возвышенных нагорий Тибета с *A. Nortonii* Pamp. морфологическими отношениями, аналогичными тем, которые наблюдаются в области Средней Азии среди серии *Turczaninovianae*. Одной из характернейших черт последней является весьма большой и неопределенный морфологический полиморфизм, однако, несмотря на значительный размах, не выходящий за пределы мелких внутривидовых форм, к тому же прочно не закрепленных и возникающих без определенных закономерностей одновременно в самых различных частях обширного

ареала серии. Вместе с тем столь хорошо выраженный для нее морфолого-биологический тип сильно древеснеющего и многократно ветвящегося в своих многолетних частях, очень ароматичного, густо опушенного полукустарника со сложно тройчатым рассечением листьев остается выдержанным. Очень специализирована и экология: все формы серии растения скал, щебнистых субстратов горных областей, приуроченные, подобно многим нагорным ксерофитам, видимо, более или менее постоянно, к сухим солнечным, достаточно теплым местообитаниям, независимо от абсолютных высот.

Все сказанное выше об особенностях цикла *Crossostephiopsidae* рисует его в виде характерной группы, начавшей свое развитие, вероятно, на первых этапах дифференциации основных подродовых групп общего типа *Artemisia,* когда еще не были полностью редуцированы признаки, отделявшие этот род от соседних, в частности от родственного систематически восточноазиатского рода *Crossostephium.* Географически в близких к последнему горных сооружениях восточной Азии шла дифференциация и цикла *Crossostephiopsidae.* Наиболее примитивная его серия *Lagocephalae,* обособившись сравнительно с другими группами *Artemisia* флористически давно в весьма важном для бореальных ксерофитов ангарском центре, с самого начала, вероятно, развивалась как достаточно специализированный тип литофилов, имеющих ряд признаков ксероморфии и способных филетически создавать типы, продолжавшие развиваться в высокогорных (гольцовых) областях и в высоких широтах Субарктики и Арктики. В центральных частях средних широт Азии происходило, как уже сказано, обособление серии *Turczaninovianae*, формировавшейся в обстановке нагорно-ксерофитных флор и получившей другие, еще резче выраженные черты ксероморфизма (сильное развитие многолетних древеснеющих побегов, тонкое сложное рассечение заметно уменьшенных листьев).

Цикл *Euabsinthii.* Далее, филогенетически родственной, но географически распространенной на более обширных пространствах является группа видов, объединяемая нами в особом цикле *Euabsinthii.* Можно думать, что наиболее древние представители его формировались в относительно узкой области Средиземноморья, представляя характерных ксерофитов, по биологическому типу относящихся к нанофанерофитам. Таковыми, например, являются невысокие (40—100 см) кустарнички *A. canariensis* Less. и *A. argentea* L'Hérit. с Канарских островов. Сюда следует также отнести *A. arborescens* L., довольно обычную на островах Средиземного моря и на скалах вдоль берегов как Европы, так и северной Африки (карта 14). Эта группа, которую можно классифицировать в виде самостоятельной серии *Arborescentes,* довольно тесно связана в морфологическом обособлении с территорией собственно Средиземноморья, развиваясь органически в составе флоры последнего.

Остальные виды цикла *Euabsinthii* представляют, видимо, образования исторически гораздо более позднего времени. Кроме того, их систематическая дифференциация сопровождалась быстрым расширением ареала в связи с хорошо выраженной способностью всех видов распространяться при участии человека на местообитаниях часто с нарушенной естественной растительностью.

Наконец, часть форм следует рассматривать как редукционные типы. Таковы одно-двулетние виды (монокарпики), биологический тип которых сам по себе, видимо, нередко помогал расселению в разнообразных экологических условиях, как можно судить по некоторым другим группам полыней.

Нам представляется, что все разнообразие цикла *Euabsinthii* систематически, кроме вышеуказанной узко средиземноморской кустарниковой серии *Arborescentes,* может быть разбито еще на три самостоятельные сериальные группы. К первой из них (серия *Ruderales*) следует относить вульгарную *A. Absinthium* L., широко распространенную в сухих областях всей Европы, от ее северных границ до стран восточного Средиземноморья, а также в северной Африке, в ряде районов Малой, Средней и Центральной Азии обычно как антропохор, населяющий разнообразнейшие сухие местообитания с нарушенной естественной растительностью. В настоящее время восточная граница массового распространения *A. Absinthium* L. в средних широтах Евразии проходит через возвышенность Урала, к востоку от которого этот вид встречается лишь в небольших количествах, хотя вообще обнаруживает ясную тенденцию к расширению своего ареала в пределах Сибири.

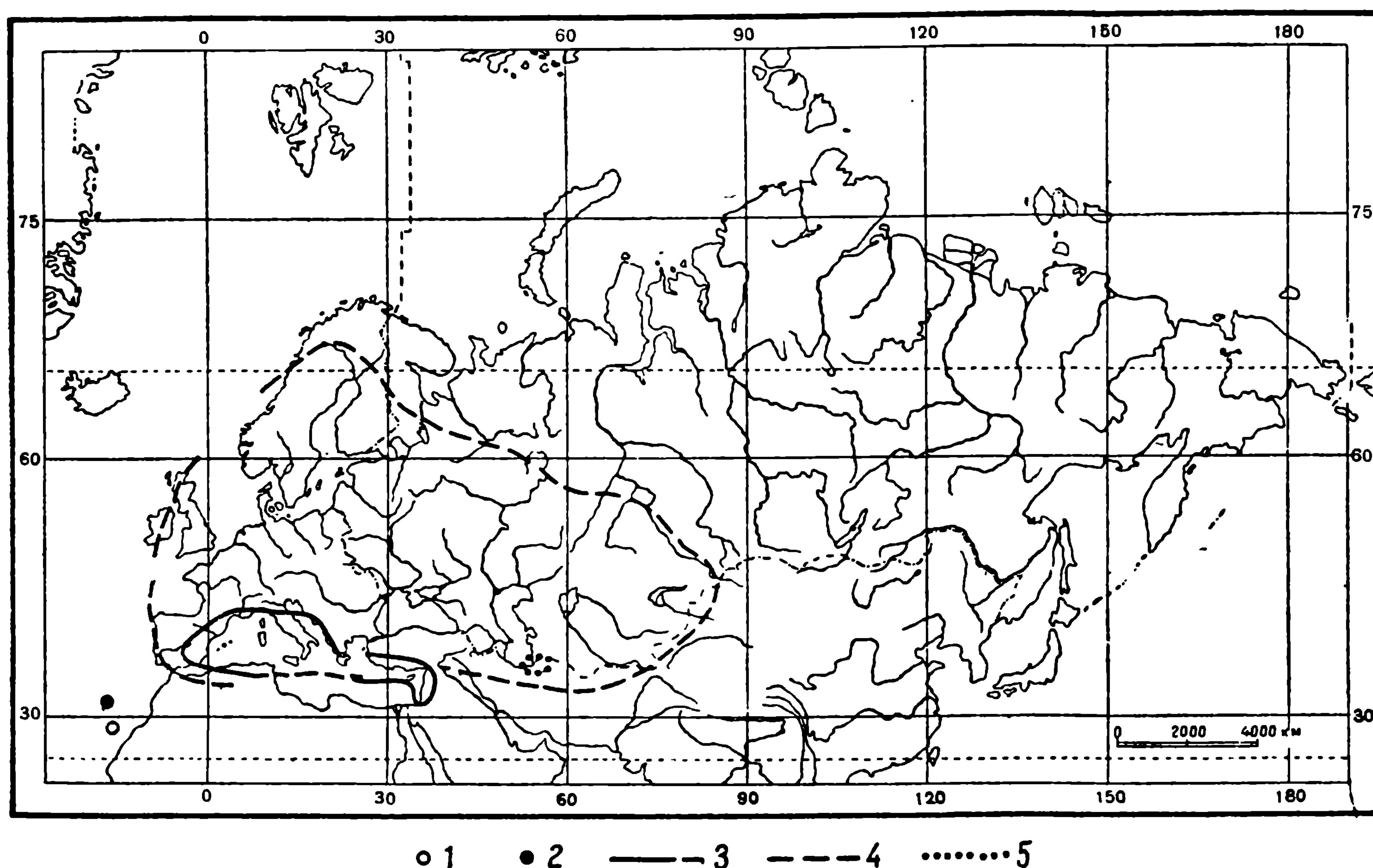
В целом тип *A. Absinthium* L. отличается значительной устойчивостью признаков, хотя известный полиморфизм в некоторых областях обширного ареала и наблюдался европейскими авторами давно. Еще в долиннеевское время выделено некоторое количество разновидностей и мелких форм. Буасье в свое время описал близкий вид *A. kulbadica* Boiss., имеющий пирамидальную укороченную метелку, более мелкие корзинки и продолговатые наружные листочки обвертки и распространенный, по данным этого автора, только в небольшом районе побережья Каспийского моря вблизи г. Астрабада (см. карту 14). За последнее время этот же вид встречен и в пределах нижней Туркмении, недалеко от иранской границы, в юго-западной части хр. Копет-Даг, где он образует местами заросли.

Что касается следующей серии — *Sieversianae,* то ее ареал охватывает значительную часть Азии. Единственный вид серии — *A. Sieversiana* W. — распространен главным образом в более южных частях Западной, Средней и Восточной Сибири, Казахстане, горах Средней Азии, в Монголии, Корее, Северном Китае, в том числе в Маньчжурии, западном Тибете, северных Гималаях.

Несомненно, современные границы этого ареала — результат не распространения в естественных природных условиях, а в значительной мере хозяйственной деятельности человека, так как *A. Sieversiana* W. — обычнейшее южное растение многих районов очерченной территории; в некоторых областях оно является главным элементом так называемой бурьянной стадии растительности залежей; например, в лесостепи Зауралья и в Западной Сибири заброшенные пашни уже на второй год нередко покрываются сплошными зарослями *A. Sieversiana,* достигающими во влажные годы свыше 1 м высоты. Кроме того, этот же вид нередок в посевах, в огородах, около жилья, вдоль дорог, по межам, на сухих лугах, горных склонах с разреженной растительностью.

A. Sieversiana W., в противоположность *A. absinthium* L., изменчива по общему облику; наряду с высокими очень ветвистыми экземплярами с толстыми сильно ребристыми стеблями, крупными листьями, сложным метельчатым соцветием встречаются мелкорослые формы с простыми неветвистыми тонкими стеблями, с сильно укороченными, более тонко рассеченными листьями, простым кистевидным соцветием с немногочисленными корзинками. Иногда разница в деталях морфологии крайних форм достигает разительных размеров, хотя наличие многочисленных переходов не оставляет сомнения в том, что в данном случае причина изменчивости прежде всего обязана условиям индивидуального развития. Наблюдения показывают, что при одинаковых условиях увлажнения и освещения на

местообитаниях с хорошо разрыхленной почвой (пашни, молодые, еще не уплотнившиеся залежи) развиваются охарактеризованные выше развесистые, мощные, высокорослые формы; в непосредственной близости от этих местообитаний на старых залежах с более слежавшейся почвой встречаются различных размеров мелкие формы. Можно даже думать, что целый ряд характерных морфологических признаков *A. Sieversiana* следует рассматривать как результат воздействия факторов, связанных с культурной деятельностью человека и, следовательно, возникших в недалеком прошлом при процессах расселения. Есть основание считать, что вообще весь комплекс форм серии *Sieversianae* начал отбираться и систематически



Карта 14. Ареалы видов цикла *Absinthiopsis*, серия *Eumediterraneae*.
1 — *A. canariensis* Less. (Тенериф); 2 — *A. argentea* L'Hérit. (Мадейра); 3 — *A. arborescens* L.; 4 — *A. absinthium* L.; 5 — *A. kulbadica* Boiss.

закрепляться геологически сравнительно недавно, возможно на основе форм следующей, более древней, серии *Macrocephalae*. Последняя в настоящее время имеет значительно фрагментированный общий ареал, хотя несомненно, что все отдельные виды заметно расширяют в качестве сорных растений свои прежние границы, в которых происходило их систематическое обособление.

Морфологически серия *Macrocephalae* представлена мелкими одно-двулетниками с невысокими стеблями, короткими тонко рассеченными листьями и весьма крупными корзинками, обычно с густо опушенным цветоложем, хотя последний признак иногда теряет свое постоянство и выдержанность.

Географически наиболее южное положение занимает *A. macrocephala* Jacquem., установленная сначала для области Гималаев, но, как показывают новые факты, являющаяся обычным растением степных и пустынных районов Центральной Азии (Монголии, Тибета), откуда она проникает в Афганистан (где была описана под именем *A. Griffithiana* Boiss.), на

Памир (где, кроме типичной, выделена особая форма под названием *A. akbaitalensis* O. Fedtsch., отличающаяся только голым, а не опушенным цветоложем). Затем *A. macrocephala* Jacquem. заходит в пределы СССР — в пограничные с Синьцзяном районы Тянь-Шаня, а также из северо-западной Монголии вместе с другими монгольскими элементами проникает на Алтай, в высокогорный район так называемой Чуйской степи (где некоторые формы получили название *A. Kryloviana* Steinb.).

В пределах Монголии *A. macrocephala* Jacquem. обитает на степных склонах, в сухих долинах, на более или менее сильно засоленных пространствах и нередко габитуально сближается с низкорослыми формами *A. Sieversiana*, растущими в непосредственной близости или в аналогичных же экологических условиях.

Следующий вид серии — *A. jacutica* Drob. (*A. Sieversiana* W. var. *septentrionalis* Pamp.) известен нам: 1) из ряда районов средней части Якутии, откуда он и описан Дробовым, 2) с низовьев р. Лены (окрестности бухты Тикси), 3) из района минусинских степей, 4) из Тувинской области (район соленых озер в верховьях бассейна р. Енисея), 5) из северной и средней частей Забайкалья (например, район Еравинских озер).

Типичные формы *A. jacutica* Drob. отличаются менее крупными, чем у *A. macrocephala* Jacquem., корзинками, расположенными в более широком метельчатом соцветии, более крепкими толстыми стеблями, более сложно рассеченными, сравнительно длинными листьями. В общем, *A. jacutica* Drob. неясно морфологически обособлена от *A. Sieversiana* W. и *A. macrocephala* Jacquem., образуя в некоторых случаях многочисленные переходного характера формы, иногда с трудом отличимые от двух последних видов.

Экологически *A. jacutica* Drob. связана с участками, где естественная растительность или сильно разрежена, или по разным причинам значительно нарушена. Она встречается на открытых местах по пустырям, залежам, кроме того на засоленных пространствах с редким травостоем (по берегам озер, на прибрежных песках и т. п.).

Последним видом серии *Macrocephalae* будет *A. samojedorum* Pamp. (*A. anethifolia* Fisch. var. *macrocephala* F. Schmidt), пока обнаруженная только в долине р. Енисея к северу от 66° с. ш. до устья, а также на расположенных здесь островах (например, Бреховских). Этот вид, приуроченный к галечникам и пескам долины, по своему ареалу географически более приближается к *A. jacutica* Drob., но по морфологическим признакам он ближе к *A. macrocephala* Jacquem. От последней *A. samojedorum* Pamp. хорошо отличается еще более крупными корзинками и интенсивно буроокрашенной окраиной листочков обвертки.

Пампанини, описывая свою *A. samojedorum* Pamp., относит ее к секции *Abrotanum*, однако бывший в нашем распоряжении гербарный материал, особенно массовые сборы Н. И. Кузнецова и В. В. Ревердатто из окрестностей с. Дудинского, показывает, что в данном виде наряду с растениями, обладающими голым цветоложем, нередки такие, у которых оно довольно сильно опушено; правда, волоски цветоложа, особенно у вполне зрелых экземпляров, часто легко опадают вместе с цветочками или сохраняются только частично.

Сказанное выше, как нам кажется, дает известное право заключить, что серия *Macrocephalae*, первоначально формируясь как редукционный тип монокарпиков в средних широтах Евразии, в начальной стадии оформила комплекс форм, из которых возникла *A. macrocephala* Jacquem. Несколько позже в более высоких широтах восточной Азии на северной

окраине ангарского центра начали обособляться *A. jacutica* Drob., а вдоль Енисея — *A. samojedorum* Pamp., занесенная его могучим потоком в арктические широты.

Вопрос о месте зарождения форм серии *Sieversianae* нам представляется более сложным для решения, так как в настоящее время *A. Sieversiana* W. широко распространилась в качестве сорного растения. Весьма вероятно, что все же первоначальными районами ее обособления была территория, расположенная в южной части ангарского центра и в северной половине китайско-японского центра; отсюда, возможно, и шло дальнейшее расселение *A. Sieversiana* W. на более широких пространствах Азии в разных направлениях вместе с зарождением большого внутривидового полиморфизма, который характеризует современную нам *A. Sieversiana* W. При своем движении на запад в качестве сорняка на окультуренных землях она достигла в области Урала встречного потока *A. Absinthium* L., которая двигалась с юго-запада, вероятно из Средиземноморья. Таким образом, в развитии цикла *Absinthii* намечается последовательное формирование ряда жизненных форм. Более древняя из них отражена в кустарниковой серии *Arborescentes*, виды которой представляют тип нанофанерофитов и до сих пор ограничены сравнительно узкой областью западного Средиземноморья. Следующая, более молодая серия *Ruderales*, занимая промежуточное положение между типами хамефитов, гемикриптофитов и терофитов, видимо, происходит из более восточных частей Средиземноморской флористической области, но к нашему времени успела заметно проникнуть за ее пределы в качестве антропохора. Еще резче последнее свойство присуще следующим звеньям филогенетического развития цикла — сериям *Sieversianae* и *Macrocephalae,* представляющим по жизненным формам типичных терофитов. Их географическое расселение шло, однако, на территории Азии, а систематическое обособление всего вероятнее началось в восточной ее части и притом в тех пределах, которые соответствуют области контакта ангарского центра с территорией восточной окраины древнего Средиземноморья. В связи с этим вполне естественно повторить высказанную нами еще ранее мысль, что цикл *Euabsinthii* в целом представляет филогенетически достаточно древнее образование, особую боковую ветвь подрода *Euartemisia,* которая начала свое формирование в виде хорошо выраженной ксерофитной группы. Для нее характерны обычно густое войлочное опушение и сильный аромат, близкие к тому, что замечается в цикле *Crossostephiopsidae,* который, по нашим представлениям, также должен рассматриваться в своих исходных формах как достаточно древнее образование, к тому же сравнительно мало впоследствии переработанное.

В дополнение к сказанному можно еще обратить внимание на то, что цикл *Crossostephiopsidae,* начав свое развитие в области ангарского центра как криоксерофитный тип, заканчивает его в серии *Turczaninovianae*, приближающейся биологически к термоксерофитам. Наоборот, из этого последнего типа начинает развиваться в области Средиземноморья цикл *Euabsinthii*, в заключительной стадии преобразующийся в более высоких широтах в жизненные формы терофитов.

Цикл *Anethiphyllae*. Далее, по нашему мнению, есть основание предполагать, что филетически в значении более позднего процесса развития, в общем дивергентного, близкими к циклам *Crossostephiopsidae* и *Euabsinthii* можно рассматривать систематически более сильно изолированные группы, которые мы описываем ниже как циклы *Anethiphyllae* и *Intricatae*, географически приуроченные ныне к некоторым районам Средней или

Центральной Азии. Территориально именно здесь названные циклы обособились как редукционные типы монокарпиков, к тому же с ясными признаками специализации. Все относящиеся сюда немногочисленные виды — определенные галофиты или галоксерофиты.

К циклу *Anethiphyllae* следует относить четыре вида: *A. anethoides* Mattf., *A. anethifolia* Web., *A. Korotkyi* Krasch., *A. multicaulis* Ldb. Все они представляют мелкие (15—30 см высотой) травянистые одно-двулетники с тонкими и короткими вертикально направленными корнями, с тонкими же стеблями, рыхлым метельчатым соцветием с многочисленными корзинками (карта 15). Очень характерны также стеблевые листья, иногда своеобразно коленчато изогнутые и сложно перисторассеченные на более или менее сильно расставленные узкие (нитевидные или линейные) дольки; в общем, как было отмечено еще Бессером при описании *A. anethifolia* Web., морфология листьев некоторых видов этой группы действительно напоминает по облику зонтичные, например род *Cenolophium*.

В целом все перечисленные выше виды экологически определенно связаны с различного рода засоленными местообитаниями: террасами степных рек, берегами озер, иногда на участках с солевыми скоплениями на поверхности почвы. В этом цикле может быть выделена серия *Nutantes* Krasch. В ее состав входит 3 вида. Наиболее примитивным из них, видимо, следует считать *A. anethoides* Mattf., расселенный на юго-востоке Монголии и в северо-восточной части Китая от района Пекина до р. Хуанхэ и в своем типичном виде хорошо отличающийся длинным, сильно ветвистым и ширококометельчатым соцветием с очень многочисленными мелкими корзинками (до 2—2.5 мм в диаметре), весьма мелкими (1—4 мм длиной) нитевидными или линейными дольками относительно коротких листьев.

Следующий вид серии — *A. anethifolia* Web. — расселен по окраине ангарского флористического центра; в западной части Маньчжурии, южной половине Забайкалья, вдоль северной Монголии, в верховьях Енисея (так называемый район соленых озер), на степных участках Минусинской котловины, где данный вид также приурочен к солончакам.

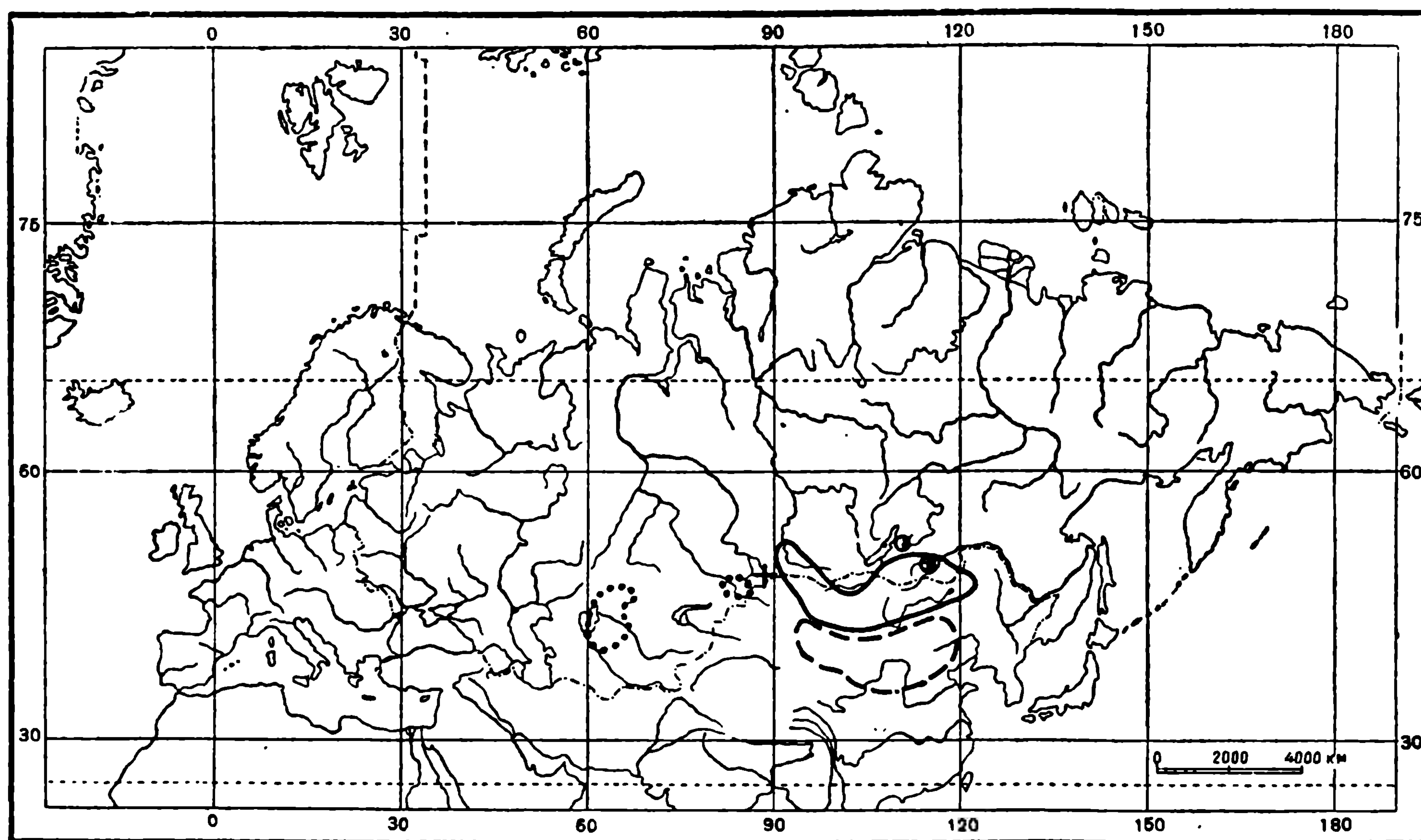
A. anethifolia Web. в типичных формах хорошо отличается более рыхлым и широкометельчатым соцветием с менее многочисленными и более крупными шаровидными корзинками (до 4 мм в диаметре) на тонких ножках, в несколько раз более длинными тройчато перисторассеченными листьями с сильно расставленными коленчато изогнутыми первичными долями и весьма длинными (до 10—15 мм) узко линейными, так же далеко отстоящими дольками.

Наконец, последний вид серии — *A. multicaulis* Ldb., встречающийся в районе Чуйской степи на Алтае в аналогичных экологических условиях, выделяется более укороченными листьями со сравнительно короткими (до 8—10 мм длиной) и значительными сближенными дольками. Кроме того, укороченное соцветие содержит меньшее количество сравнительно крупных (до 2.5—4 мм в диаметре) корзинок. Наконец, *A. multicaulis* Ldb. присуще более густое короткое опушение, сохраняющееся в течение всего периода вегетации.

Большая систематическая близость трех перечисленных видов несомненна, и некоторые авторы (Декандоль, Крылов, Пампанини) видели в них лишь разновидности *A. anethifolia* Web. Действительно, довольно заметная внутривидовая изменчивость общего облика, обычная для типа полыней монокарпиков, в некоторых случаях создающая формы переходного характера, часто затрудняет, особенно при недостаточном материале из отдельных районов, возможность точного определения тех или иных форм.

Однако, изучая этот полиморфизм в связи с особенностями географии этих видов, можно убедиться, что отмеченные мелкие признаки привязаны к определенным районам и поэтому описанные выше три систематические единицы всего естественнее рассматривать в объеме самостоятельных географических рас.

В качестве самостоятельной серии *Erectiflorae* Krasch. мы принимаем описанную нами *A. Korotkyi* Krasch., которая встречается в некоторых районах Забайкалья также на солончаках, иногда вместе с *A. anethifolia* Web. От форм последней *A. Korotkyi* Krasch. отличается менее крупными, но нередко более многочисленными стеблями, сравнительно плотным,



——1 +2 – – –3 ◐4 5

Карта 15. Ареалы видов цикла *Anethiphyllae*, серия *Anethifoliae*.
1 — *A. anethifolia* Web.; *2* — *A. multicaulis* Ldb.; *3* — *A. anethoides* Mattf.; *4* — *A. Korotkyi* Krasch.; серия *Succulentae*: *5* — *A. succulenta* Ldb.

коротким соцветием, весьма мелкими корзинками (до 2—2.5 мм в диаметре), обладающими голым, а не опушенным цветоложем и корзинками, обычно направленными вверх или горизонтально, но не поникающими, как у типичных форм *A. anethifolia* Web.

Описывая в свое время *A. Korotkyi* Krasch. (Крашенинников, 1936), мы уже имели случай отметить на основании просмотра обильных сборов Короткого из района Еравинских озер, что в природе встречаются формы, обладающие смешанными признаками между названными двумя видами и могущие быть рассматриваемы как гибридные образования. В отношении собственно типичной *A. Korotkyi* Krasch. нами выдвигается мнение, которое рассматривает этот вид в качестве примера еще недостаточно далеко продвинувшегося процесса дивергентного развития, начинающего создавать новую серию *Erectiflorae*, отличную от форм серии *Nutantes*. Последующее изучение данного вопроса на более обильном материале, дополненном непосредственными наблюдениями в природе, должно показать, оправдывается ли высказанная точка зрения.

Если входящие в серию *Nutantes* виды имеют густо опушенное цветоложе, то в серии *Erectiflorae* оно уже лишено волосков или последние встречаются одиночно и только в редких случаях.

Совершенно голое цветоложе свойственно следующей серии *Succulentae* цикла *Anethiphyllae*. Сюда мы относим весьма характерный вид *A. succulenta* Ldb., действительно обладающий толстоватыми, несколько мясистыми листьями, сложно разделенными (прикорневыми трижды перисто, стеблевыми перисто) на округлые продолговато-обратнояйцевидные дольки (см. карту 15). Длинные нижние ветви, начинающиеся почти у основания стебля и дополняющиеся более или менее ветвистыми выше расположенными, несколько укороченными дугообразно вверх направленными ветвями, формируют в целом узкоцилиндрической или шаровидной формы кисти.

Весьма многочисленные поникшие шаровидные корзинки (4—6 мм в диаметре) расположены кистевидно на тонких ножках вдоль боковых веточек, иногда начинаясь от самой нижней части стебля.

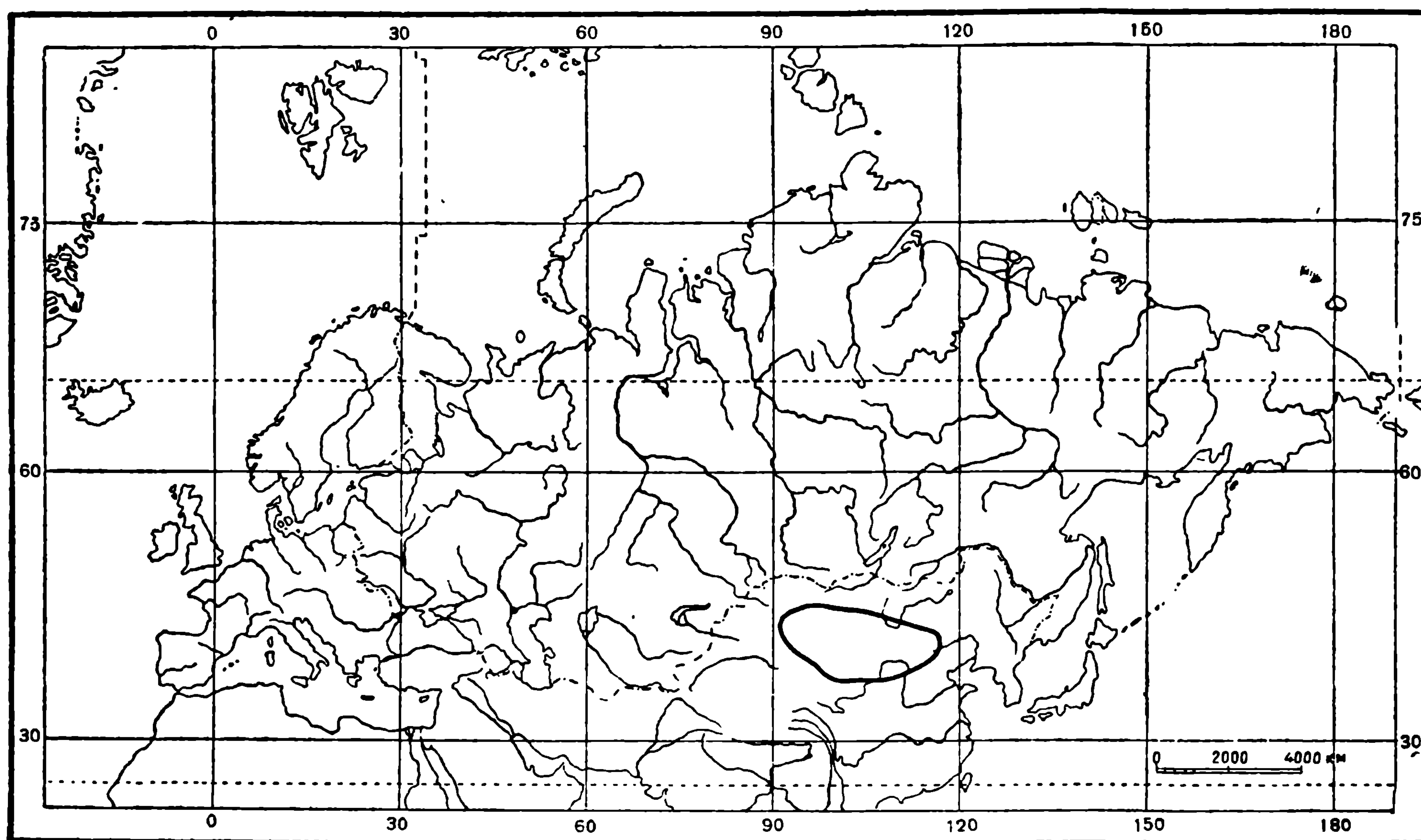
A. succulenta Ldb. по биологической форме принадлежит к типу терофитов, как и остальные виды разбираемого цикла. Подобно им, она также является галофитным растением, но распространенным в области Туранской низменности. Здесь *A. succulenta* встречается на засоленных участках, нередко сопутствуя сорной растительности (в низовьях р. Аму-Дарьи, в северном Приаралье, на юге Тургайского Столового плато); кроме того, после некоторого перерыва в аналогичных же экологических условиях появляется в районе оз. Зайсан, а также в юго-восточной части Казахской складчатой страны, откуда этот вид был описан и изображен Ледебуром.

Цикл *Intricatae*. Дальнейшей иллюстрацией проявления морфологической редукции в подроде *Euartemisia* на территории Центральной Азии может служить серия *Intricatae* Krasch., представленная единственным видом *A. intricata* Franch. Франше (Franchet, 1884), описавший его на основании наличия одних только женских цветков в корзинке, отнес это растение к подроду *Seriphidium*, с чем, однако, весьма трудно согласиться, поскольку в данном подроде редукционные процессы уменьшения количества цветков продвинулись дальше, и обычно относящиеся сюда виды содержат очень ограниченное число цветков (3, 5, 8). Между тем у *A. intricata* Franch. в корзинке помещается около 100 цветков. Можно думать, что редукция распространилась полностью только на наружную спираль женских цветков. Вместе с тем следами еще не законченных проявлений редукции могут быть наблюдающиеся факты бесплодности некоторой (правда, небольшой) части семянок обоеполых цветков диска, вероятно вследствие недоразвития их завязи, — явления, довольно обычного в разных группах *Artemisia*.

Напомним далее, что по биологической форме *A. intricata* Franch. относится к терофитам, будучи одно-двулетником (монокарпиком), следовательно, и по общей морфологии является редукционным типом (карта 16). Кроме того, для нее обычны многочисленные мелкие листья, рассеченные на узкие мелкие дольки, постепенно засыхающие в течение вегетации. Обращает на себя внимание характер ветвления стебля (как пишет Франше: «caulibus divaricato-ramosissimis»). Ветвление начинается почти от основания стебля, создавая у более рослых экземпляров чрезвычайно сильно и разнообразно ветвистый, почти шарообразный куст с длинными отстоящими, иногда даже перепутанными веточками. Своеобразный облик растения и дал повод Франше к названию вида. Весьма многочисленные полушаровидные, вверх направленные, довольно крупные (до 6—8 мм в

диаметре) корзинки расположены на длинных тонких ножках. Опушение всего растения негустое серовойлочное, с большим количеством точечных железок с каплевидными продуктами их выделений, постепенно изреживающееся к концу вегетации и обычно наиболее густо и долго сохраняющееся на корзинках, листочки обертки которых отличаются блестящими, весьма широкими пленчатыми краями (вполне подобно тому, как это наблюдается для видов цикла *Anethiphyllae*).

Если судить по бывшим в наших руках материалам, ареал *A. intricata* Franch. охватывает в общем среднюю часть Центральной Азии: некоторые пустынные районы северо-западной, центральной, южной и восточной



Карта 16. Ареал *A. intricata* Franch. цикла *Intricatae*.

Монголии с прилегающими пустынными же районами Северо-Западного Китая. Как можно заключить об этом по этикеткам виденных нами гербариев, *A. intricata* Franch. входит в состав ксерофитной флоры, населяющей солнечные сухие склоны скалистых хребтов и гребней, щебнистые горные шлейфы, грубые песчаные наносы высыхающих долин и тому подобные местообитания, столь характерные для названной части Азии. Здесь, вероятно, и происходило зарождение и обособление типа *Intricatae*, который продолжал развиваться в направлении ксероморфии и получать разнообразные проявления морфологической редукции. Как сказано выше, эта последняя не только затронула ряд вегетативных признаков, но распространилась и на генеративные органы, о чем свидетельствуют уже констатированные ранее процессы, приведшие к выпадению наружного ряда женских лучевых цветков и к частичной потере у некоторых обоеполых цветков диска способности плодоношения вследствие недоразвития семянок. Таким образом, как бы намечается и частично осуществляется естественный переход к подроду *Seriphidium*.

Если трудно полностью разделять цитированное выше мнение Франше по данному вопросу, то весьма вероятно, что перед нами одна из стадий

тех филогенетических процессов, которые на других группах действительно привели к обособлению настоящих *Seriphidium* вместе с выработкой соответствующим образом редуцированных и специализированных типов.

Цикл *Adenophorae*. Продолжая далее свой филогенетический разбор, остановимся еще на оставшихся пока не затронутыми евразиатских группах подрода *Euartemisia*. Мы склонны объединить в особом цикле *Adenophorae* часть таких видов, для которых вероятным центром происхождения и разнообразной дифференциации была обширная территория юго-восточной Азии.

Виды названного цикла по своим жизненным формам относятся к терофитам и, по нашему мнению, могут рассматриваться как редукционные типы, прошедшие довольно длительный путь филогенетического развития, который поставил их систематически в несколько изолированное положение. Мы склоняемся к мысли поместить в предлагаемой филогенетической схеме подрода цикл *Adenophorae* в качестве боковой ветви, сравнительно давно отчленившейся от центрального ствола развития подрода, разобранного в начале этой работы. Эта ветвь к нашему времени распалась на ряд мелких сериальных групп, которые, не обнаруживая особенно большого внутреннего полиморфизма, вместе с тем имеют довольно сложную картину ареалов отдельных видов, что обязано особенностям географического расселения типа одно-двулетников рода *Artemisia*.

В цикле *Adenophorae* намечается несколько серий. Наиболее сложен ареал серии *Tournefortianae*. Сюда мы относим сравнительно небольшую группу из нескольких видов, в современном распространении сильно изолированных, но в то же время обнаруживающих систематически весьма близкое родство. Центральное положение в данной группе занимает *A. Tournefortiana* Rchb. — среднего роста голое одно-двулетнее растение, достигающее при благоприятных условиях увлажнения 2 м высоты и отличающееся сравнительно крупными перисторассеченными листьями с широкими продолговатыми сегментами, в свою очередь разрезанными по краю на зубчатые заостренные дольки. Многочисленные мелкие корзинки расположены в длинном облиственном колосовидном, по общей форме соцветии, с более или менее плотными кистевидными скоплениями на боковых коротких веточках. *A. Tournefortiana* Rchb. обычно приурочена к берегам рек, лугам (иногда солонцеватым), сухим горным руслам, сорным местам, посевам, иногда к расселинам обнажений коренных пород на территории Закавказья (советская и турецкая Армения), северного Ирана и прилегающих к нему районов Афганистана. В Средней Азии *A. Tournefortiana* Rchb. распространена в области Туранской низменности от восточных берегов Каспийского моря между Мангышлаком и Копет-Дагом, в южном и северном Приаралье, в низовьях р. Сыр-Дарьи, в районах Прибалхашья, вдоль Тарбагатая и р. Черного Иртыша; в горной части Средней Азии *A. Tournefortiana* Rchb. довольно обыкновенна во многих районах, проникая вдоль долин на высоту 2500—3000 м.

Для района Кульджи (Нижняя Бортоала) Винклером описан близкий вид — *A. chamomilla* Winkl., отличающийся сильно ветвистым метельчатым соцветием с длинными боковыми веточками, многочисленными шаровидными корзинками и небольшими листьями, разрезанными на короткие мелкие дольки. Винклер (1887) сравнивает свой новый вид с *A. Tournefortiana* Rchb.

Систематически весьма близкими к *A. Tournefortiana* Rchb. являются формы, растущие в Тибете. Кларк в своей обработке «Compositae indicae» (Clarke, 1876) отождествил их с последним видом. Несколько позже

Гукер во «The Flora of British India» (Hooker, 1882) отнес центрально-азиатские растения к североамериканской *A. biennis* W. Еще позже датский ботаник Остенфельд описал их под именем *A. Hedini* Ostenf. (Hedin, 1920). Этот вид действительно по общему облику напоминает *A. Tournefortiana* Rchb. и *A. chamomilla* Winkl., систематически к ним близок и несомненно может быть включен в ту же серию. В целом ареал *A. Hedini* Ostenf. охватывает, кроме территории собственно Тибета, также пограничные части Гималаев, а кроме того, встречается в горных областях Кашгарии, видимо на высоте 3000—4000 м.

Остенфельд относит свой вид к многолетним растениям. Однако и фотографическое изображение, приложенное к диагнозу Остенфельда, и все виденные нами экземпляры, которые можно относить к данному виду, а также описания английских авторов свидетельствуют, что *A. Hedini* Ostenf. является действительно одно-двулетним растением, отличающимся от *A. Tournefortiana* Rchb. обычно менее высоким стеблем, узким, начинающимся почти от основания соцветием, в несколько раз более крупными, чем у *A. Tournefortiana* Rchb., шаровидными корзинками, имеющими интенсивно темноокрашенные по краю листочки обвертки, и короткими листьями с мелкими дольками.

С другой стороны, к *A. Tournefortiana* Rchb. весьма близка и североамериканская *A. biennis* W. По свидетельству североамериканских авторов, последняя широко распространена в Северной Америке, за исключением юго-востока, как сорное растение, по окраине дорог, на невозделанных участках; предположительно как туземное растение, по мнению Холла и Клементса (Hall and Clements, 1923), только от северных Скалистых гор до Британской Колумбии.

A. biennis W. представляет собой одно-двулетнее растение от 30 до 300 см высотой с прямым красноватым стеблем, стеблевые листья 5—15 см длиной, дважды перисторассеченные на ланцетные, по краю зубчато заостренные дольки; соцветие сложно колосовидное, облиственное, 10—50 см длиной, с вверх направленными боковыми веточками, вдоль которых плотно расположены кистевидно или колосовидно весьма многочисленные мелкие (2—3 мм в диаметре) шаровидные корзинки. В целом создается общий облик, приближающийся, за исключением мелких деталей, к *A. Tournefortiana* Rchb.

Все перечисленные виды серии по общей морфологии напоминают также *A. magellanica* Sch. Bip., указанную, кроме района Магелланова пролива и Патагонии, еще в южной части Чили и в Аргентине. На основании бывших в наших руках сборов Лехлера, изданных Гогенакером, *A. magellanica* Sch. Bip. имеет вид невысокого одно-двулетнего растения с сильно ветвистым от самого основания стеблем, с довольно крупными (до 4—5 мм в диаметре) шаровидными корзинками, расположенными кистевидно в верхней части боковых весьма длинных ветвей, с некрупными перистыми листьями, напоминающими по характеру рассечения листья *A. biennis* W.

Сделанные только что краткие морфологические характеристики действительно подтверждают мнение ряда крупных систематиков о наличии многих общих черт между *A. Tournefortiana* Rchb., *A. Hedini* Ostenf., *A. biennis* W. Кроме того, на основании вышеизложенного нам представляется, что естественным дополнением к ним являются *A. chamomilla* Winkl. и *A. magellanica* Sch. Bip. Таким образом, общий ареал всей данной сериальной группы в отдельных своих частях при современных физико-географических условиях имеет значительные разрывы и требует

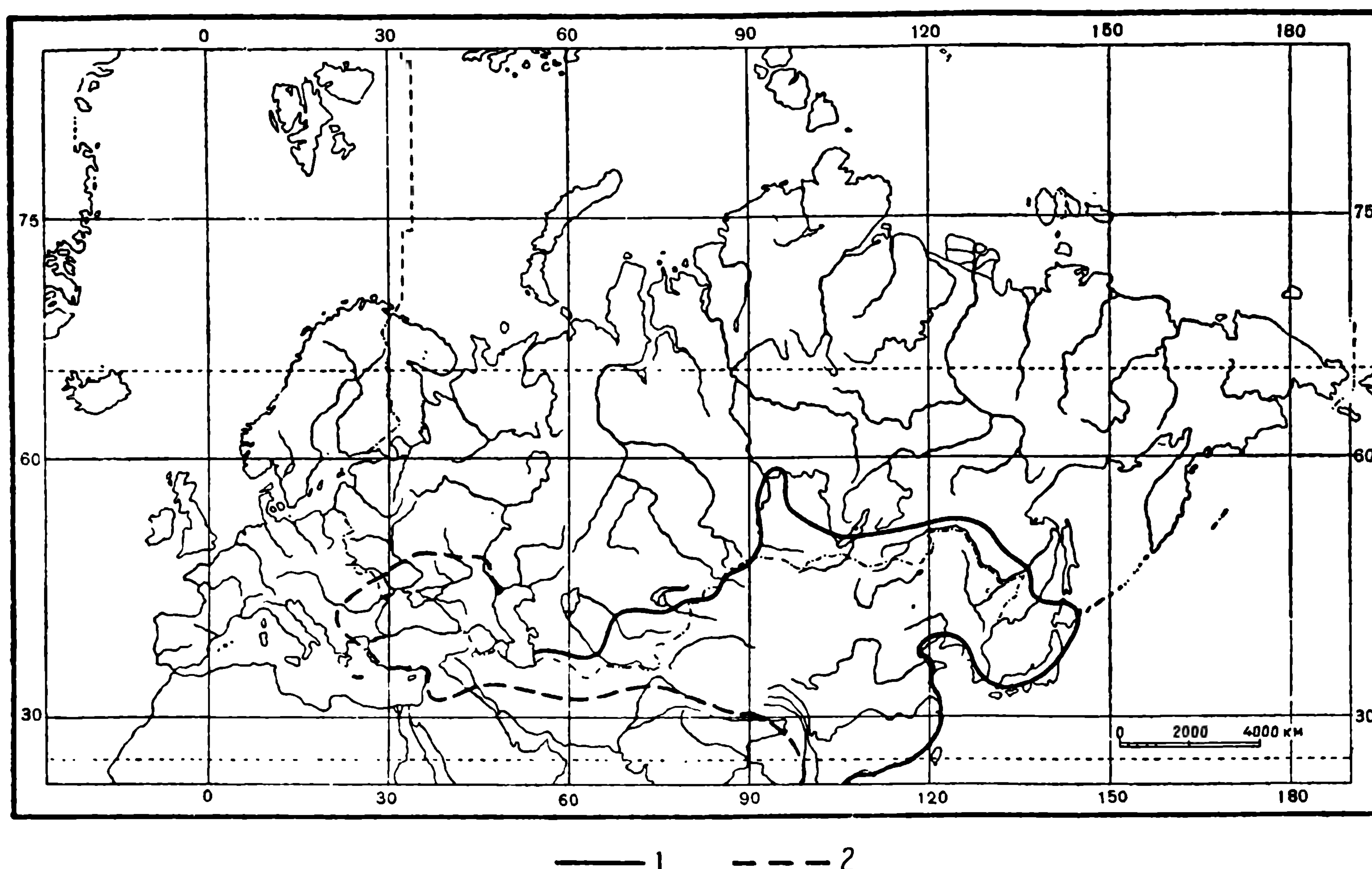
для своего объяснения некоторых предположений о возможности крупных миграций в прошлом. Далее, естественно возникает вопрос о месте первоначального обособления серии. Исходя из факта развития других групп цикла *Adenophorae* в восточной Азии, о чем более подробно будет сказано ниже, можно думать, что и серия *Tournefortianae* как наиболее древнее звено цикла начала свою дифференциацию здесь же, вероятно обособляясь по линии редуцированного типа терофитов из гемикриптофитов, может быть близких к формам цикла *Vulgares*. В свою очередь, в цикле *Adenophorae* имеется основание наиболее примитивными принимать среднеазиатскую *A. Tournefortiana* Rchb. и центральноазиатскую *A. Hedini* Ostenf.; из них можно выводить остальные виды серии. Поскольку исходные типы могут существовать и доныне сравнительно высоко в горах (*A. Hedini* Ostenf. в Тибете и Гималаях), не исключена возможность, что миграции форм типа *A. biennis* W. могли происходить через северные части Пацифики, когда в этой области была еще связь между Старым и Новым Светом; последующее расселение вдоль барьера меридиональной цепи Кордильер в южное полушарие обусловило позже в антарктической части Южной Америки обособление форм, выделенных как *A. magellanica* Sch. Bip.

Учитывая возможность сравнительной древности основного комплекса видов цикла *Adenophorae* и филогенетическое положение в последнем серии *Tournefortianae,* такое предположение нам представляется не лишенным основания. Следует также принять во внимание особенности расселения, характерные вообще для типа одно-двулетников среди *Artemisia* и заключающиеся в том, что границы их ареалов гораздо более изменчивы, чем типов травянистых многолетников и полукустарников.

Американские авторы (Hall and Clements, 1923) отмечают, что в местной флоре наиболее близкими видами к *A. biennis* L. можно считать, с одной стороны, *A. Klotzschiana* Bess., растущую в Мексике и, кроме того, известную из Эквадора, с другой стороны — *A. annua* L. Последний вид, по указанию Холла и Клементса, представляет сорное растение центральных и восточных частей США и восточной Канады, не входящее в состав автохтонной американской флоры, а только натурализовавшееся здесь. По мнению названных ботаников, систематически *A. biennis* W., *A. Klotzschiana* Bess. и *A. annua* L. можно считать замкнутой группой или подсекцией («close group or subsection»).

По нашим представлениям, эти три вида следует трактовать как часть цикла *Adenophorae,* притом *A. biennis* W. уже была рассмотрена в значении американского вида серии *Tournefortianae* и высказаны некоторые соображения о ее вероятном происхождении из некоторых форм Средней и Центральной Азии. Что касается *A. Klotzschiana* Bess., то, учитывая мнение Ридберга (Rydberg, 1916), данный вид следует принимать как американского представителя особой группы *Klotzschianae* Rydb., может быть также в объеме самостоятельной серии. Наконец, *A. annua* L., которая по происхождению является восточноазиатским видом, занесенным в Америку и там впоследствии акклиматизировавшимся. Его современный ареал, начинаясь от островов Японии, Тайваня, простирается через всю Азию, поднимаясь на востоке к северу до среднего бассейна Амура, Забайкалья, района Иркутска, верхнего течения р. Енисея до Подкаменной Тунгуски. Южная граница спускается до южного Китая, Гималаев и проникает через северную часть Ирана в Ирак, доходя до восточных берегов Средиземного моря в Малой Азии. К западу от р. Енисея замечается резкое падение северной границы рас-

пространения *A. annua* L., проходящей от района Зайсана по окраине горных групп Средней Азии до Каспийского моря (карта 17). В названных пределах *A. annua* L. обычно ведет себя как сорное растение, поселяясь на участках с нарушенной или сильно разреженной естественной растительностью: по берегам рек, вдоль дорог, на засоренных пространствах в населенных пунктах, среди некоторых полевых культур. Кроме того, как занесенное растение *A. annua* L. в общем в таких же условиях встречается на юго-востоке европейской части СССР и почти во всей Средней Европе, где местами культивируется. Общий характер ареала дает основание полагать, что расселение *A. annua* началось с юго-восточ-



Карта 17. Ареал *A. annua* L. из цикла *Adenophorae* (ареалы культуры и заноса).
1 — границы естественного ареала; *2* — границы заносного ареала.

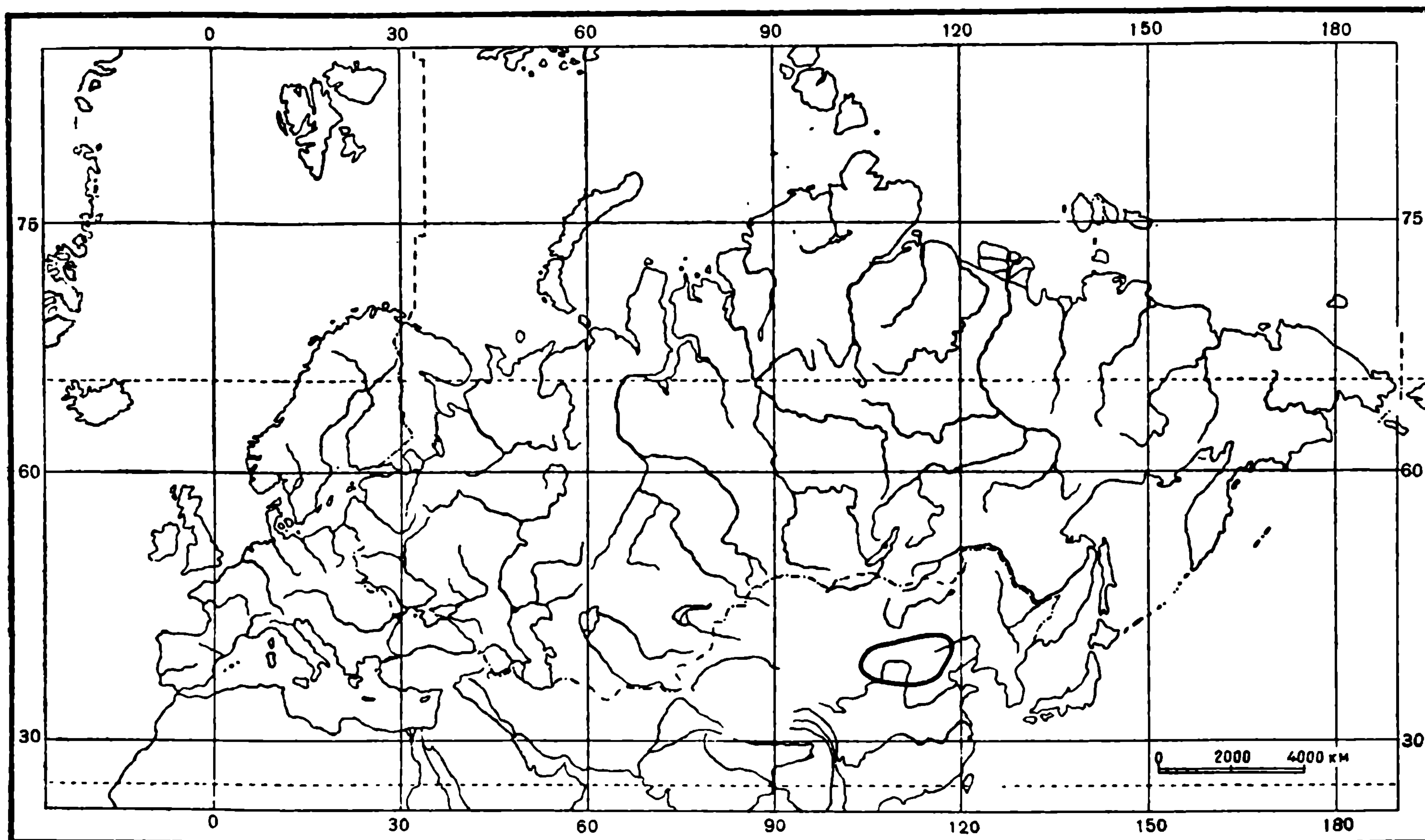
ной или восточной части Азии, где это растение, видимо, довольно обыкновенно и теперь.[1]

Морфологически *A. annua* L., обнаруживая систематическую близость к *A. Tournefortiana* Rchb. и *A. biennis* W., хорошо отличается от них очень широко развитым метельчатым соцветием с многочисленными шаровидными поникшими корзинками, более сильно рассеченными листьями с относительно короткими узкими долями.

С другой стороны, систематически весьма близким к *A. annua* видом следует считать выделенную Бунге *A. blepharolepis* Bge. (карта 18). На основании оригинального описания и бывшего в наших руках небольшого количества экземпляров из Гербария БИН АН СССР можно судить, что *A. blepharolepis* Bge. по внешности напоминает несколько *A. annua* L., легко отличима от последней серым тонким паутинистым опушением. Очень характерной также является сильная ветвистость стебля, начинающаяся иногда почти от основания. Весьма многочисленные, очень мелкие,

[1] В литературе *A. annua* указывается также для ряда районов Южной Америки.

яйцевидной формы корзинки (1—1.5 мм в ширину, до 2 мм в длину), с пленчатыми, по краю слегка ресничатыми листочками обвертки, расположены метельчато на более или менее удлиненных боковых веточках. Очень характерно также построение листьев, разделенных дважды перисто на мелкие, значительно укороченные расставленные доли и сильно сближенные немногочисленные очень короткие (1—1.5 мм длиной) дольки. Вышеуказанные морфологические детали дают полное право видеть в *A. blepharolepis* Bge. сильно редуцированный и ясно специализированный тип терофита, возникший в условиях большой сухости и тепла на возвышенных пространствах южной Монголии (Гоби), Ордоса, Алашани.



Карта 18. Ареал *A. blepharolepis* Bge. из цикла *Adenophorae*.

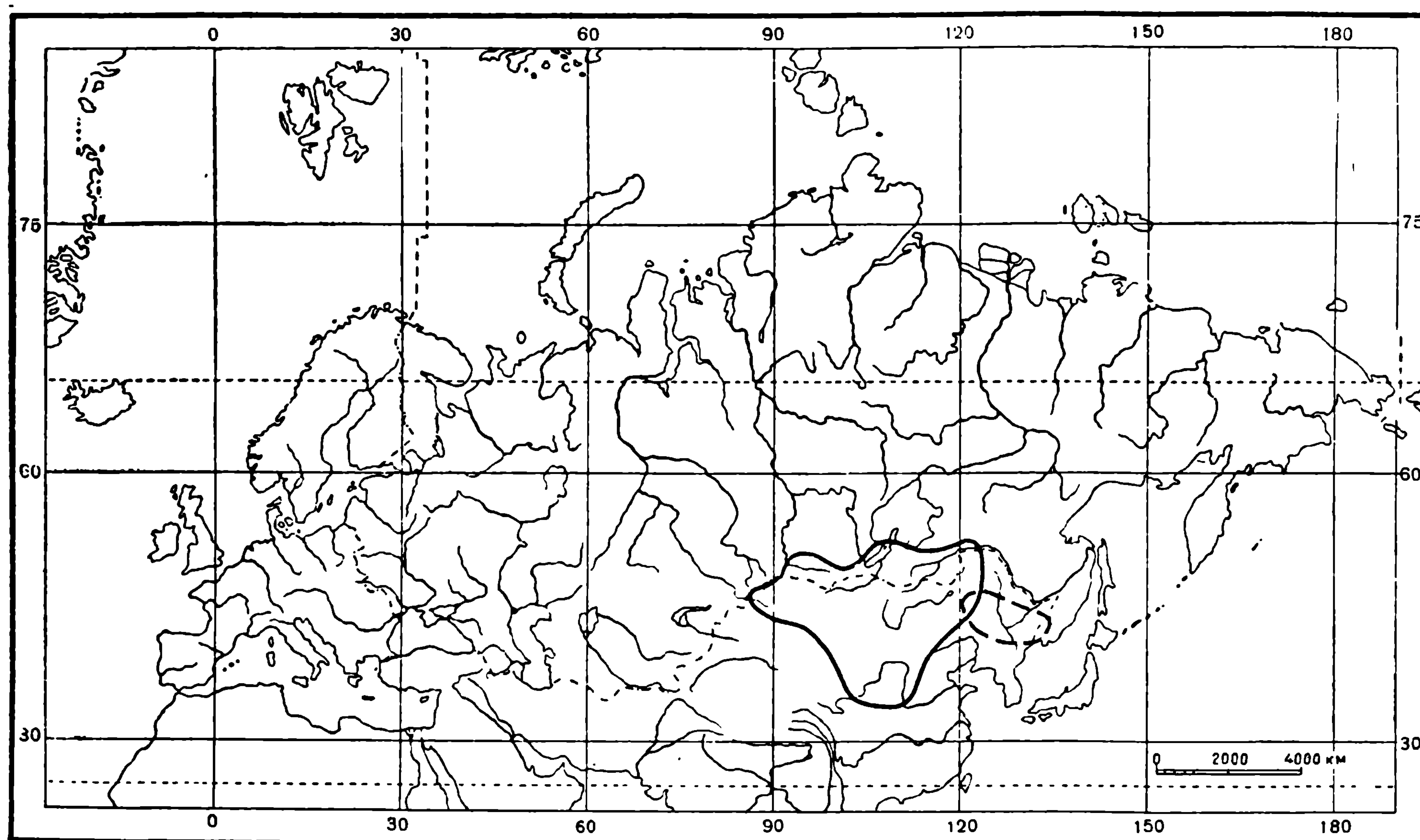
К циклу *Adenophorae* следует причислять, по нашему мнению, также следующие 4 вида: *A. palustris* L., *A. aurata* Kom., *A. pectinata* Pall., *A. carvifolia* Buch. Ham. (карта 19). Все они, являясь по жизненным формам терофитами, распространены на территории восточной Азии, а частью проникают и в Центральную Азию. По нашим представлениям, в них можно видеть различные выражения редукционных процессов в результате, надо думать, достаточно длительного видообразования. К нашему времени названные виды как следствие значительно далеко продвинувшихся явлений дивергенции и постепенной элиминации всякого рода промежуточных форм морфологически друг от друга достаточно хорошо обособлены и в них естественно видеть представителей особых серий — *Auratae* (*A. palustris* L., *A. aurata* Kom.), *Elegantissimae* (*A. pectinata* Pall.), *Thunbergianae* (*A. carvifolia* Buch. Ham.).

Особенности их современных ареалов и характер экологических условий до некоторой степени свидетельствуют о том, что первоначальное обособление происходило в различных областях восточной Азии, а последующее расселение повело к перекрытию ареалов отдельных видов.

Серия *Auratae* морфологически ясно выделяется рядом характерных черт. Из них обращают на себя внимание мелкие сидячие корзинки, со-

бранные группами в густые клубки, сложноперистые зеленые листья, рассеченные на длинные линейно-нитевидные дольки, более или менее сильно расставленные. Более древняя, повидимому, форма серии — *A. aurata* Kom., по наблюдениям Комарова, обитает в трещинах скал на открытых солнцу участках в южной части нашего Приморья и в северной Маньчжурии, встречаясь здесь также на открытых местах с песчаной почвой, и т. п. Для *A. aurata* Kom. характерно развесистое широкое соцветие с дугообразно поникшими длинными ветвями.

Второй вид серии *A. palustris* L., имеющий менее сложное, чем у *A. aurata,* рассечение листьев, более сжатое соцветие с более короткими боковыми



Карта 19. Ареал видов из цикла *Adenophorae*, серия *Auratae*.
1 — *A. palustris* L.; 2 — *A. aurata* Kom.

ветвями и относительно крупными скоплениями корзинок, обладает весьма обширным ареалом, встречаясь в Забайкалье, Северо-Восточном Китае (западной части Маньчжурии), на территории всей Монголии, а также в прилегающих районах Китая (бассейн р. Хуанхэ). Обычная экология *A. palustris* L. — сухие песчаные берега рек, озер, а также заброшенные поля, посевы и тому подобные участки с разреженным травостоем и отсутствием плотного дернового покрова. В частности, видовое название Линнея, вероятно, обязано несколько неопределенным указаниям экологии, приведенным Гмелиным в его «Флоре Сибири», где первоначально описывается это растение.

Переходя к характеристике типа *A. pectinata* Pall., следует отметить, что она в систематическом отношении стоит несколько обособленно в разбираемом цикле; кроме того, несмотря на весьма большой ареал, она отличается значительной выдержанностью многих морфологических признаков; сильная изменчивость обнаруживается главным образом в степени мощности и высоты стебля, а также характере его ветвления, причем, как обычно среди одно-двулетников, и мелкие экземпляры с простым не ветви-

стым стеблем, и более мощные сильно ветвистые экземпляры растут вместе. Но весьма устойчивым остается характер рассечения листьев. Из них прикорневые дважды, остальные просто перисторассеченные на цельные или 2—3 раза надрезанные нитевидные дольки, обычно гребнеобразно расположенные вдоль стебля до вершины соцветия. Корзинки, расположенные на боковых ветвях одиночно или группами кистевидно, имеют по общим очертаниям широкояйцевидную форму, до 2 мм в диаметре и до 3 мм длиной. Листочки обвертки блестящие, пленчатые, с ясным зеленым килем. Бледнозеленые, тонко рассеченные листья в сочетании с блестящими корзинками создают в целом весьма изящный общий облик растения.

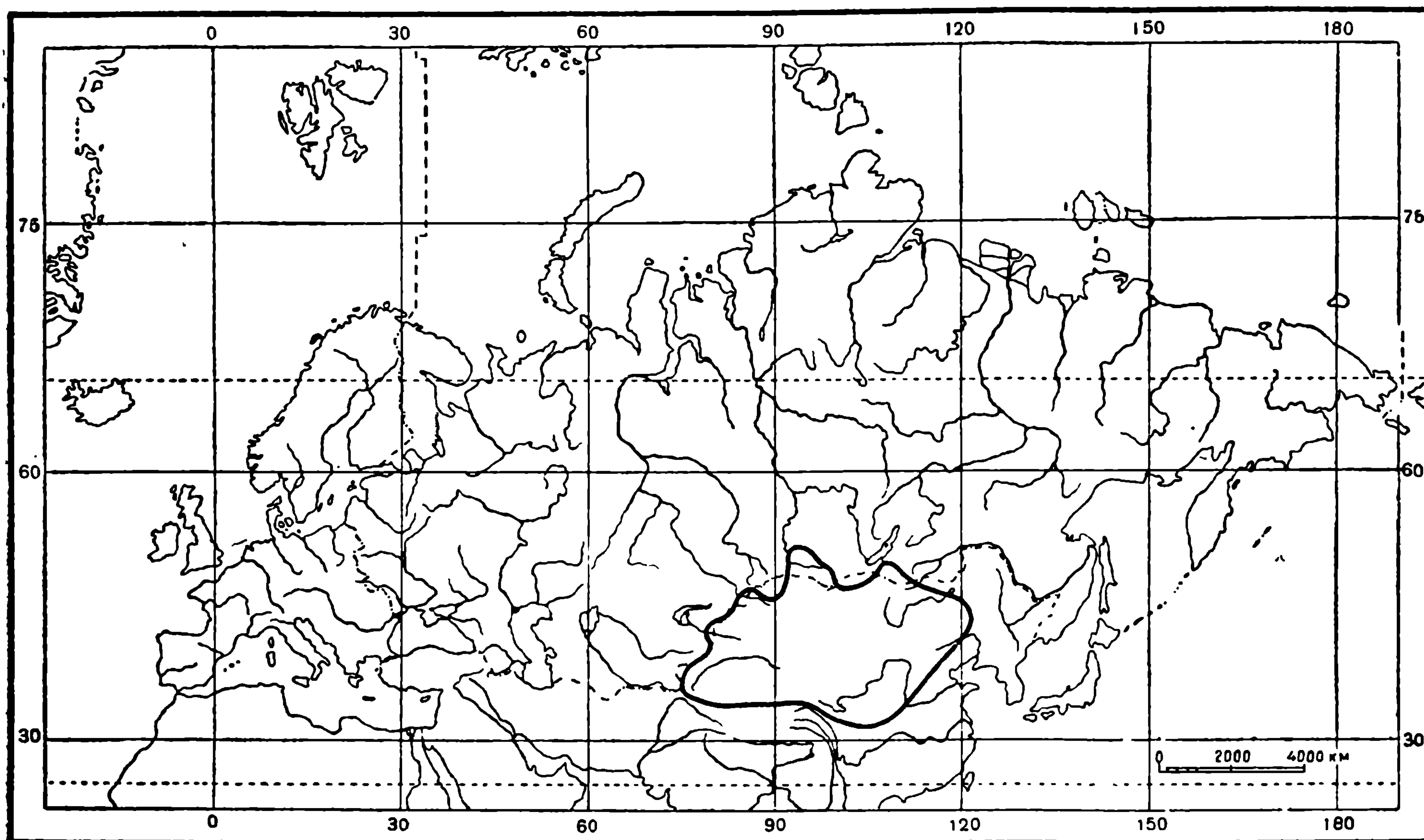
Основной ареал *A. pectinata* Pall. лежит в Центральной Азии, охватывая территорию Монголии на юг до Алашани и Куэнь-Луня (карта 20). На этом пространстве *A. pectinata* Pall., нередка вдоль долин на песчаных почвах и степных каменистых склонах. В пределах СССР этот вид распространен в южной части Забайкалья на песчаной степи, а также как сорное растение (вдоль дорог, в посевах). Мы наблюдали его массовые всходы на молодых песчаных аллювиях среди прибрежных зарослей ивняков вдоль р. Селенги (к югу от Селенгинска). Кроме того, из Монголии *A. pectinata* Pall. проникает через Усинскую котловину в Минусинский край, далее в Зайсанский район и в восточную часть Каракиргизии (центральная часть Тянь-Шаня), словом, в те пограничные с Монголией области, где влияние флоры последней еще ясно чувствуется.

По данным Пампанини (Pampanini, 1927), кроме однолетнего типа, выделяемого под именем *A. pectinata* Pall. var. *typica* Pall., в южном Китае (Юньань), по сборам Форреста (водораздел Меконга и Янтсе-кианга на высоте свыше 3000 м), следует выделять *A. pectinata* Pall. var. *yunnanensis* Pamp., представляющую уже тип многолетника («perennis, folia majora 5 mm tantum longa, capitula 4 mm longa», — как пишет Пампанини).

Учитывая мнение Пампанини, нам кажется, что его разновидность var. *yunnanensis* Pamp. есть основание рассматривать как основную, филогенетически более древнюю форму, а в *A. pectinata* Pall. var. *typica* Pamp. видеть более молодой производный вид. Мы лишены были возможности видеть собранные Форрестом экземпляры и не имеем в своем распоряжении других материалов из этой части Китая, но данная Пампанини морфологическая характеристика, а также особености экологии *A. pectinata* Pall. var. *yunnanensis* Pamp. заставляют нас высказать предположение, что последняя форма может быть более чем простая разновидность и является самостоятельным видом. В таком случае серию *Elegantissimae* следует рассматривать как состоящую из двух видов — *A. pectinata* Pall. s. str. и *A. yunnanensis* (Pamp.) Krasch. Второй вид, по жизненной форме еще принадлежащий, согласно данным Пампанини, к типу хамефитов или гемикриптофитов, может служить до некоторой степени подтверждением мысли, что наиболее древние виды разбираемого цикла принадлежали к многолетникам, в то время как в настоящее время большинство относится к терофитам в результате исторических процессов морфологической редукции. Тот факт, что многолетние формы цикла сохранились сейчас, видимо, только в южном Китае, в значительной мере также служит подтверждением уже высказанного нами соображения, что именно на территории восточной Азии имели место первые фазы филогенетического обособления цикла *Adenophorae*. Последующие фазы, приведшие к редукции, отчасти в связи с особенностями расселения типов терофитов, способствовали обширным миграциям отдельных видов цикла, подобно тому как это наблюдается в

других систематических группах полыней. Вспомним, например, разобранные в нашем «Опыте филогенетического анализа» (Крашенинников, 1946) ареалы серий *Capillares* и *Scopariae,* из которых первая серия, состоящая из многолетников, приурочена преимущественно к востоку Азии, а вторая, распавшаяся на ряд мелких терофитных видов, распространилась от области Пацифики через всю Евразию почти до приатлантической ее части.

Сделанный выше разбор цикла *Adenophorae* дал ряд иллюстраций к явлениям такого же рода. Здесь некоторые виды, отчасти также в связи с деятельностью человека, успели проникнуть сравнительно далеко на запад Евразии, другие же в этом движении остановились значительно раньше. Ареал серий *Tournefortianae* к нашему времени уже распался на сильно изо-



Карта 20. Ареал *A. pectinata* Pall. из цикла *Adenophorae,* серия *Elegantissimae.*

лированные острова и своим характером указывает на значительную древность видовой дифференциации, распространившейся не только на Старый, но и на Новый Свет. Кроме того, современное географическое размещение отдельных видов серии свидетельствует о развитии ее в несколько иных, чем большинство других видов цикла, физико-географических условиях.

Заканчивая систематический анализ последнего, остановимся еще на одном примере, показывающем, что, кроме перечисленных выше, еще имелись пути миграции в более южные части восточной Азии. Такова упомянутая выше *A. carvifolia* Buch. Ham., указанная для тропических районов Индии (Бенгалия), Непала, Ассама, Бирмы. Пампанини в этот же вид включает в качестве разновидностей *A. apiacea* Hance (*A. Thunbergiana* Max.) и *A. Schochaii* Mattf., обычные во многих областях Китая и Японии как сорные растения (вдоль дорог, близ домов, в садах, на рисовых полях и других окультуренных участках). Морфологически это довольно высокие однолетники с более или менее широким метельчатым соцветием, относительно крупными (до 5—6 мм в диаметре) шаровидными корзинками, поникшими на длинных тонких ножках, и в общем сильно изменчивыми дольками (от линейно-нитевидных до ланцетно-линейных или клиновидно-продолговатых) двоякоперистых листьев.

ЛИТЕРАТУРА

(Бессер В. Г.) Besser W. G. (1829). *Absinthium* Gaerth. Bull. Soc. nat. de Moscou, No. 7.
(Бессер В. Г.) Besser W. G. (1834). Tentamen de Abrotanis seu de sectione 2-da *Artemisiarum* Linnaei. Nouv. Mém. Soc. Nat. Moscou, 3.
(Винклер) Winkler C. (1887). Decas tertia *Compositarum* novarum Turkestaniae nec non Buchariae incolarum. Acta Horti Petrop., vol. X.
(Винклер) Winkler C. (1890). Decas nona. *Compositarum* novarum Turkestaniae nec non Buchariae incolarum. Acta Horti Petrop., vol. XI.
(Гмелин С. Г.) Gmelin S. G. (1749). Flora Sibirica, vol. II. Petropoli.
Крашенинников И. М. (1936). *Artemisia Korotkyi* Krasch. sp. n. Мат. Герб. БИН АН СССР, т. X, вып. 64.
Крашенинников И. М. (1943). Древнеангарские и древнеберинговские элементы рода *Artemisia* в Советской Арктике. Сов. бот., № 5.
Крашенинников И. М. (1946). Опыт филогенетического анализа некоторых евразиатских групп рода *Artemisia* в связи с особенностями палеогеографии Евразии. Мат. по ист. флоры и раст. СССР, вып. II.
Крылов П. Н. (1914). Флора Алтая и Томской губ., т. 7. Томск.
Крылов П. Н. (1949). Флора Западной Сибири. Изд. 2-е, т. XI.
(Ледебур Г. Ф.) Ledebour H. F. (1844—1846). Flora rossica, t. 2, Stuttgartia.
(Максимович К. И.) Maximovicz K. J. (1872). Diagnoses plantarum novarum japonicae et Mandshuriae. Conspectus *Artemisiarum* in Asia maxime orientali crescentium. Bull. Acad. Sci. Petersb., vol. XVII.
(Траутфеттер Е. А.) Trautvetter E. R. (1877). Plantae sibiriae borealis ab A. Czekanowski et F. Mueller annis 1874 et 1875 lectae. Тр. С.-Петерб. бот. сада, т. V, вып. 1.
Федченко Б. А. (1902). Материалы для флоры Шугнана. Тр. Бот. музея Акад. Наук, вып. 1, СПб.
Boissier E. (1875). Flora orientalis, vol. III, Lyon.
Candolle De A. P. (1837). Prodromus, vol. VI. Paris.
Clarke Ch. (1876). Compositae indicae descriptae et secus Genera Benthamii ordinatae. Calcutta.
Franchet M. A. (1884). Plantae Davidianae ex sinarum imperio, pt. I. Paris.
Gray Asa and others. (1883). Synoptical Flora of North America, vol. I, pt. II New York.
Hall H. M. and F. E. Clements (1923). The phylogenetic method in taxonomy the North American species of *Artemisia, Chrysothamus* and *Atriplex*. Carnegie Inst. Public. № 326, Washington.
Hedin Sven (1920). Southern Tibet. Stockholm.
Hegi G. (1928). Illustrierte Flora von Mittel-Europa, Bd. VI, Hf. 2, Berlin.
Hooker J. D. (1882). The Flora of British India, vol. III. London.
Kulczynski S. (1924). Das boreale und arktisch-alpine Element in der mitteleuropäischen Flora. Bull. Intern. Acad. Polon., Ser. B., Ann. 1923. Cracovie.
Lessing C. F. (1831). De plantis in Expeditions speculatoria Romanzoffiana. Linnaea VI.
Linnaeus C. (1753). Species plantarum. Holmiae.
Pampanini R. (1927). Materiali per 10 studio delle *Artemisie* asiatiche. Nuovo Giorn. bot. ital., Nov. ser., vol. 34.
Rouy G. et J. Foucaud. (1903). Flore de France, t. VIII. Paris.
Rydberg P. A. (1916). in: North American Flora, vol. 24. Lancaster.
Stechmann J. P. (1775). Dissertatio inauguralis botanicomedica de *Artemisia*. Goettingae.

Ленинград
Ботанический институт АН СССР
1947 г.

М. М. ИЛЬИН

ФЛОРА ПУСТЫНЬ ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ, ЕЕ ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ

I

«Центральная Азия никогда не была извечной пустыней», — так заключает в отчете о результатах работ палеоботанических экспедиций 1946, 1948 и 1949 гг., проведенных в основном в пустыне Гоби, И. А. Ефремов (1954). Почти весь накопившийся за последний период большой фактический материал (геологический, геоморфологический, зоологический, палеонтологический, ботанический) явно подтверждает этот вывод. Пустыни в Центральной Азии не только не были «извечны», но представлены пустынными ландшафтами всего лишь с четвертичного периода. 20 января 1948 г. на конференции, организованной Комиссией по истории флоры и растительности СССР Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, я этими словами и начал свой доклад. Как известно, в то время еще преобладало убеждение о древности пустынь Центральной Азии даже еще с мезозоя (Криштофович, 1936, 1946а; Попов, 1931; Коровин, 1935, и др.). В хронике конференции помещено краткое изложение моего доклада (1949) об эволюции растительности с мезозоя до современности. Тогда были намечены следующие периоды: 1) период тропических саванн с конца мезозоя и весь неоген, 2) «степной» период с плиоцена и 3) пустынный период с конца плиоцена или даже в четвертичное время.

За последнее время накопилось большое количество фактов из разных областей знания, требующих значительного уточнения характера ландшафтов Центральной Азии с мезозоя и до наших дней.

По мере возможности я постараюсь, главным образом на ботанических материалах с привлечением и других данных, изложить историю развития и становления пустынной флоры Центральной Азии на основе высказанных мною в докладе взглядов, по возможности учтя всю вышедшую в свет литературу.

Прежде чем перейти к сущности затронутой проблемы, необходимо уточнить территории, которые должны быть отнесены к пустыням. К пустыням Центральной Азии мы относим следующие территории: пустыню Гоби, Ордос, Алашань, Цайдам, Кашгарию с Турфанской котловиной и Джунгарию. Пустыня Гоби, согласно А. А. Юнатову (1946, 1950) и И. А. Цаценкину (1947), может быть подразделена, в свою очередь, на Восточную Гоби, Гобийский Алтай, Заалтайскую Гоби, Кобдоскую Гоби, Орокнорскую Гоби и Гобийскую долину озер Г. Н. Потанина. Различие между Западной и Восточной Гоби указывалось и ранее рядом авторов, каждый с позиций своей специальности (Синицын, 1949; Воейков, 1895; Суш-

кин, 1925; Мурзаев, 1952, и др.). Тибет мы выключаем из этого списка, как флористически и ботанико-географически не удовлетворяющий точному значению понятия пустыни, что в дальнейшем будет пояснено более конкретно.

Все сложные перестройки флоры и растительности аридных областей Центральной Азии (так же как и возникновение последних) могут быть поняты только на фоне тех процессов, которые меняли палеогеографию этих территорий в результате мощных дислокаций, поднимающих высочайшие горные сооружения и образующих крупные материковые впадины, а также в свете деструктивных воздействий на обширных пространствах этого материка. Так как описание эволюции геологических структур не является непосредственной задачей развиваемой темы, то, не обращаясь ко всем первоисточникам, мы воспользуемся некоторыми обобщающими работами В. А. Обручева (1945, 1947), который в кратких чертах набросал геологическую историю Центральной Азии от палеозоя до кайнозоя. Одним из основных моментов в этой истории, имеющим большое значение для эволюции флор, является твердо ныне доказанное положение, что уже с начала мезозоя вся Центральная Азия никогда не была дном моря. Море окончательно покинуло ее в конце перми, и только еще в меловой период оно проникло на короткое время с запада в виде зал. Тетиса (западная часть Таримской впадины), а возможно, заходило и в триасе с восточного конца Кентея.

По данным И. А. Ефремова (1954, 1955), изучавшего в Ширэгин-гашун и Нэмэгэту (алтайская Гоби) захоронения крупных динозавров, особенно типа зауропод, имеются веские основания предполагать близость морского мелового бассейна. Этот верхнемеловой бассейн, по Ефремову, мог находиться в районе границы Монгольской Народной Республики и северной части Внутренней Монголии. Таким образом, с мезозоя начинается континентальная история этой территории, которая непрерывно продолжается и до современного периода. Непрерывность континентального развития области до возникновения или, вернее сказать, до появления на Земле покрытосеменных как полихронной флоры является обстоятельством, которое обеспечивает, в условиях отсутствия резких климатических смен, накопление древних флористических элементов, раскрывая флору (в разрезе современности) как богатую разновозрастными эндемиками.

Второе обстоятельство, которое должно наложить свою печать на современный облик флоры, — это характер орогенетических движений, обусловивших в течение всего мезозоя, третичного периода и в настоящее время существование больших бессточных впадин внутри материка и развитие озерных ландшафтов благодаря периодически повторяющимся горообразовательным процессам, выдвинувшим уже в мезозое горные сооружения, в известной мере оградившие Центральную Азию от влажных ветров Тихого океана и Тетиса. По В. А. Обручеву, Центральная Азия в конце палеозоя представляла горную страну, однако до начала юры горные образования были в значительной степени разрушены и смыты. В конце юры горообразовательные процессы вновь изменили рельеф Центральной Азии. Смена орогенетических фаз и мощных деструктивных процессов периодически повторялась в Центральной Азии в течение всего геологического прошлого, объясняя нам существование обширных плоских пространств, перемежающихся с горными кряжами (Richthofen, 1877; Обручев, 1945, 1947; Синицын, 1949). Отложения среднего мела сложены красноцветными конгломератами, песками, песчаниками, глинами с богатой фауной рыб и рептилий, представляющими озерные и наземные образования. Те же отложения характеризуют и третичные толщи Центральной

Азии. В третичном и четвертичном периодах, вернее на границе неогена и плейстоцена, возникли высочайшие горные сооружения Азии, окончательно замкнувшие ее центральную часть и отделившие последнюю системой хребтов от Турана, восточной Азии, Сибири и тропической и загималайской ее частей.

По В. М. Синицыну (1949), Г. де Терра (Terra, 1930) и Э. Норину (Norin, 1935), высота этих сооружений повысилась с конца оледенения на 1300—1500 м. Это было причиной наступления настоящего пустынного климата, ибо, как указывает В. М. Синицын, высота Куэнь-Луня и Гималаев достигала 6000 м, а высота влажного индийского муссона не превышала 3500 м. Следовательно, эти южные горные хребты задерживали влагу на своих южных склонах, не пропуская ее внутрь Азии. Образование в горах ледников отразилось на размыве возвышенностей и равнин и сносе мелкоземистых материалов в пониженные участки рельефа. Работа ветра с наступлением резко ксерического климата привела к выдуванию

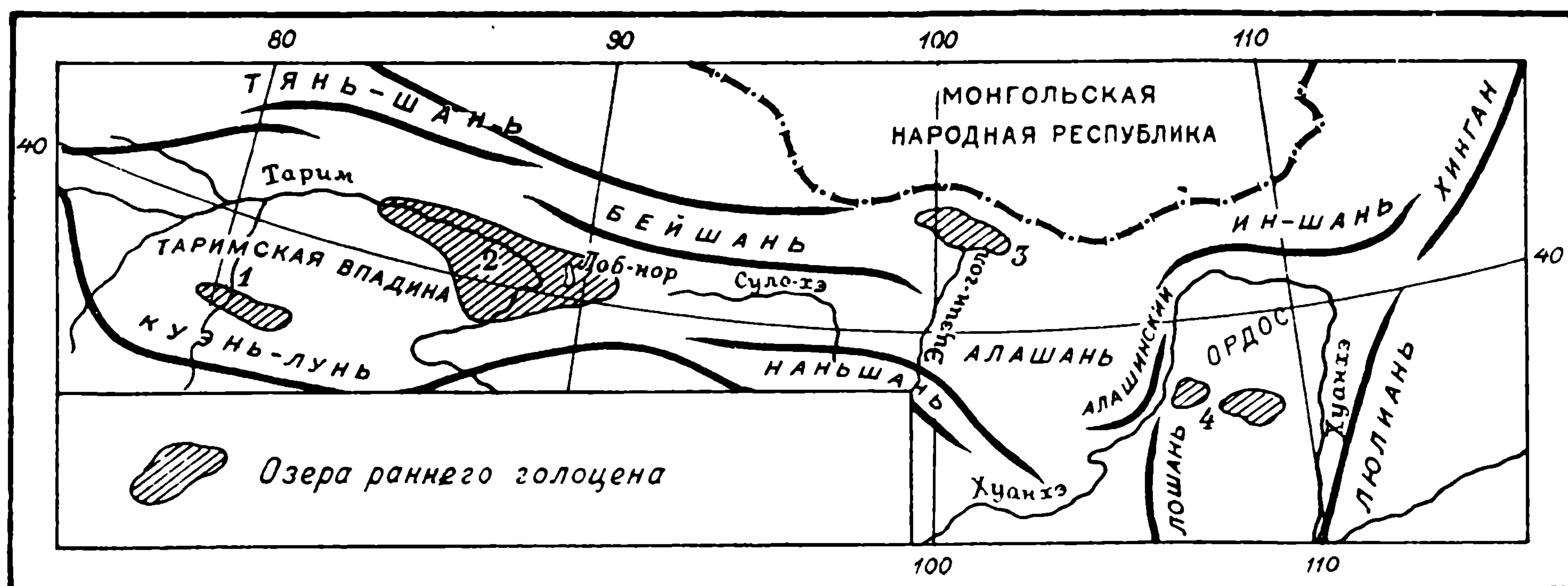


Рис. 1. Схема расположения хребтов и озер голоцена в Центральной Азии.
Низменности: *1* — юго-западого угла Таримской впадины; *2* — Лобнорская; *3* — низовьев Эцзин-гола; *4* — южного Ордоса (по В. М. Синицыну).

мелкозема и песка с обширных пространств Центральной Азии и обусловила образование, с одной стороны, песчаных массивов, с другой — беспредельных пространств плотно цементированных галечно-щебнистых пустынь с блестящим пустынным загаром. Сформирование, таким образом, с мезозоя в центре Азии больших бессточных впадин и возвышенных плато, отгороженных с запада (Монгольский Алтай), юга (Куэнь-Лунь, Наньшань, Циньлин) и востока (Алшань, Большой Хинган) хребтами, препятствующими проникновению влажных ветров в центральные части материка, было основной причиной развития аридного климата еще со среднего и во всяком случае верхнего мела (рис. 1). Климат юры, по В. А. Обручеву (1945) и И. А. Ефремову (1954), был влажный, судя по значительному развитию в этих отложениях пластов каменного угля. Развитие тургинской свиты горных сланцев, а также угольных пластов в нижнем мелу (восточная часть Кентея, Налайха в восточной Монголии, нижние слои Хара-Хутул в восточной Гоби) подчеркивает, что климат этого периода сохранял еще влажный характер. Но уже с верхнего мела и до современного периода на больших пространствах господствуют аридные условия, что красноречиво подтверждается полным отсутствием в этих отложениях угля. Но, по словам того же знатока Азии (Обручев, 1945), красная окраска многих слоев меловых и третичных отложений все же

напоминает о большей влажности климатического режима по сравнению с современным, поскольку продукты выветривания современного периода имеют желтый цвет.

Аридизация климата, все усиливающаяся и достигшая кульминации с окончанием мощных третично-четвертичных поднятий, была решающим фактором в развитии характерных черт растительного покрова, объясняющих и нынешний состав флоры пустынь Центральной Азии.

Если основной причиной усыхания и опустынивания Центральной Азии были высокие поднятия горных сооружений с запада, востока и юга, защищающие ее от влажных муссонов, дующих с Индийского и Тихого океанов, то монголо-сибирский антициклон, несущий массы сухого континентального воздуха с севера, еще более усиливал эти процессы. Этот антициклон встречал значительное препятствие со стороны поперечно расположенного хр. Куэнь-Лунь, но еще не доходя до него этот воздушный поток рассекался продольно протянутым главным внутренним водоразделом Центральной Азии на две ветви: юго-восточную (Алашань и Ордос) и западную (Таримская впадина). Действием этого антициклона (рис. 2) объясняется образование больших массивов песков в Алашани, Ордосе и Таримской котловине и толщ лёсса в восточном Ганьсу, северной и западной Шэньси и в Джаркентском районе Китая (Обручев, 1947; Синицын, 1949; Berkey and Morris, 1927; Andrews a. others, 1927).

Наступление пустынного климатического режима лишь в новейшее геологическое время и существование хотя и аридного, но более влажного климата подтверждается и почвенными данными. Б. Б. Полынов и В. И. Лисовский (1930), описывая почвы северной Гоби, относят их к бурым или светлобурым суглинкам, сближая последние с прибалхашско-зайсанскими. Гобийские почвы покрыты обычно щебнисто-галечным панцырем и отличаются невысоким содержанием гумуса и близким к поверхности вскипанием с кислотой. В отличие от казахстанских и туранских пустынных почв они выделяются почти полным отсутствием четко выраженных гипсоносных горизонтов, хотя отмеченных в ряде пунктов собственно гобийской пустыни, что, возможно, объясняется непродолжительной историей ее существования в стадии аридного почвообразования. Но что особо примечательно для гобийских почв — это наличие двуярусности почвенного профиля, объясняющееся присутствием погребенных почв в более глубоких горизонтах, с более высоким содержанием гумуса, чем в современном верхнем горизонте. Указанные выше авторы предполагают, что залегание в почвенном профиле погребенных почв может быть объяснено историко-геологическими причинами, указывающими, что в недавнем геологическом прошлом климат был более влажный, чем ныне, хотя также достаточно ксерический, поскольку эти погребенные почвы авторы относят не к черноземному типу, а к «почвам сухих степей» с «более густым растительным покровом».

Развитие гидрографической сети в северной Гоби свидетельствует о тех же изменениях климатического режима. Природные свидетельства, по тем же авторам, отмечают в новейшей геологической истории, предшествовавшей современному периоду (конец мезозоя, третичный период, низы четвертичного), «наличие более густой и мощной гидрографической сети при более высоком базисе эрозии». Близкую точку зрения высказали Берки и Моррис (Berkey and Morris, 1927). Э. М. Мурзаев (1952) уделяет вопросам эволюции гидрографической сети большое внимание, рассматривая ее на многих страницах своей монографии (стр. 116—120, 133—136, 140—146, 158—168, 268—278). Нельзя не согласиться с этим автором, что развитие

в эти периоды более мощной гидрографической сети и наполнение котловин озерами, даже такими крупными, как в котловине Больших Озер, нисколько не препятствуют существованию аридного климата, хотя и не пустынного.

Вадиа (Wadia, 1955) указывает на цикличность развития пустынь и лесов в истории Земли на всех континентах и даже на существование их в тот период, когда жизнь на Земле еще почти отсутствовала. Что касается Великого пояса пустынь, то этот индийский автор связывает наступление пустынь с изменением количества осадков (рис. 3).

Мы не можем при решении судеб развития геологической летописи Центральной Азии не принять во внимание палеонтологических фактов,

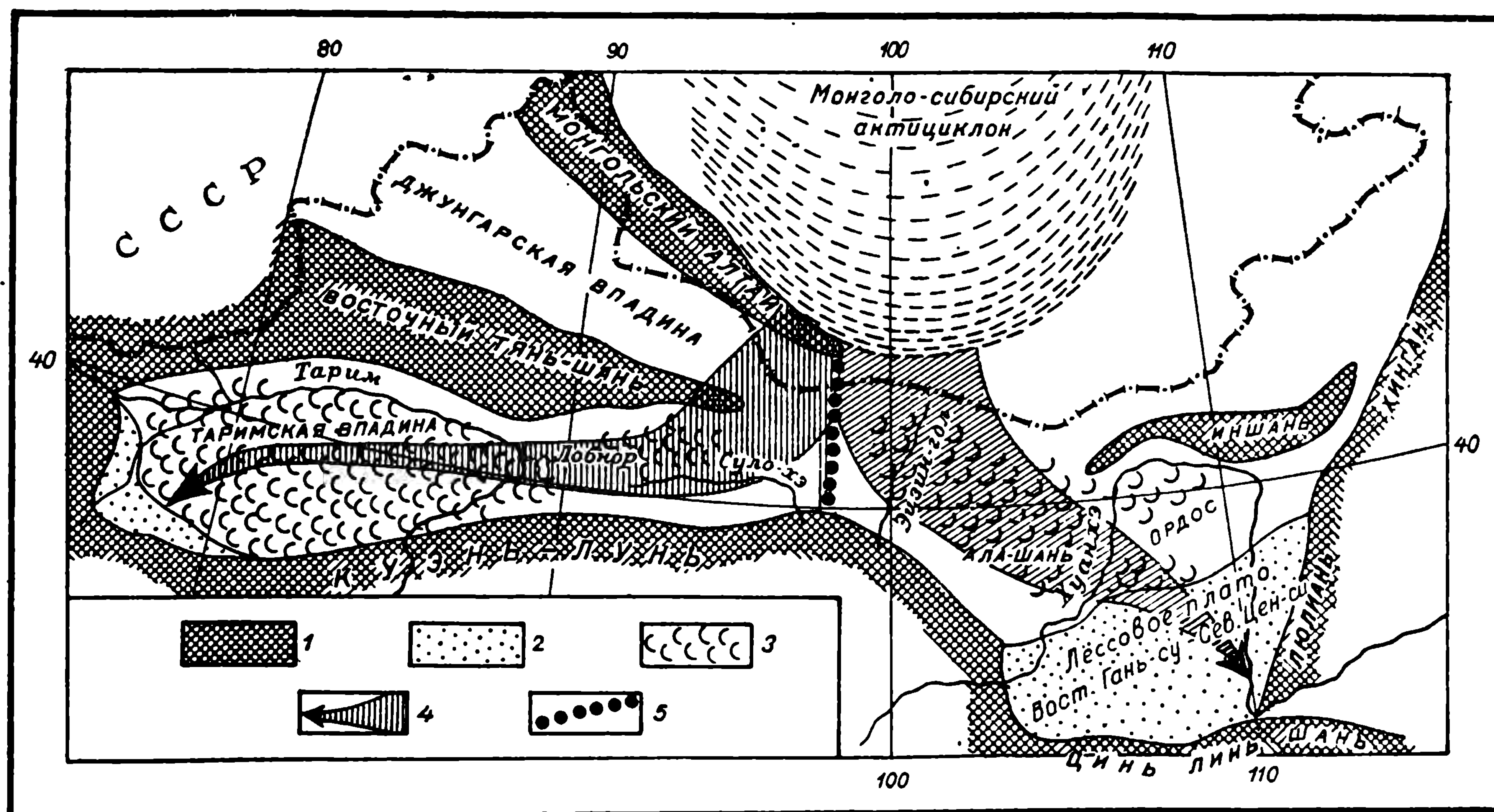


Рис. 2. Схема основных направлений воздушной циркуляции, связанной с монголо-сибирским антициклоном.

1 — высокогорные области; *2* — область распространения эоловых лёссов; *3* — эоловые пески (с элементами их ориентировки); *4* — направление антициклональной циркуляции в Центральной Азии; *5* — главный внутренний водораздел Центральной Азии (по В. М. Синицыну).

особенно таких важных, как приводимые в работах палеонтологических экспедиций под руководством И. А. Ефремова (1949, 1954, 1955), к сожалению в настоящее время окончательно печатно не оформленных. Кратко излагая данные захоронений ископаемой фауны с конца юры до четвертичного периода, мы не в состоянии оторвать эти данные от соответствующего растительного материала, найденного в этих захоронениях вместе с животными. Верхний палеозой и весь мезозой до верхнего мела в Монголии характеризуются развитием фауны тропических влажных лесов, что подтверждается находками ископаемой флоры (Криштофович, 1930). Нижний мел с палеофаунистической стороны был детально изучен И. А. Ефремовым. Согласно его данным, этот период характеризуется наличием крупных динозавров (зауроподы, стегозавры), в том числе крупных хищников (карнозавры, аллозавры), крупных игуанодонтов, рыб, моллюсков и насекомых, а по А. К. Рождественскому (1955), и птицетазовых или утконосых динозавров (пситтакозавры). В этих отложениях

нижнего мела И. А. Ефремов указывает на наличие часто мощных угленосных толщ с остатками растений, многочисленных вертикально стоящих пней до 4 м диаметром, по автору, повидимому, представляющих болотистые леса с таксодиумами. По Ефремову, процесс отложения нижнемеловой толщи заканчивается эпейрогеническими движениями и излияниями лав, перекрывших нижнемеловые отложения, а в дальнейшем опусканием всей области (рис. 4). Поскольку этот автор полагает, что

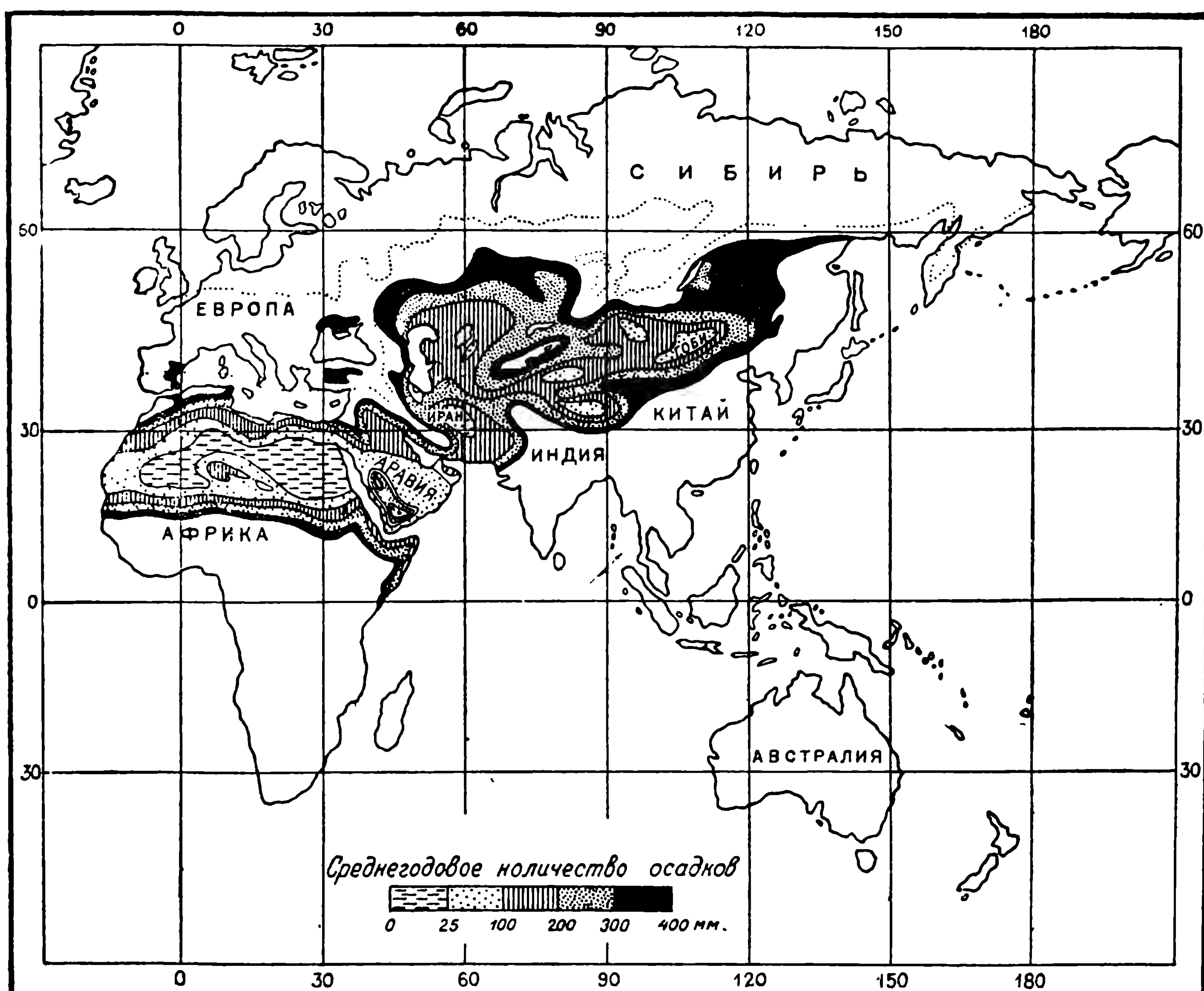


Рис. 3. Схема, показывающая постепенное наступление пустынь в Великом поясе пустынь Палеарктики в связи с изменением количества осадков (по Вадиа).

юрская и нижнемеловая фауны имели много общих черт, то, очевидно, до известной степени это относится и к флоре. Он указывает, что нижнемеловые отложения лежат на изолированных островах юры, располагающихся в результате происшедшего эпейрогенеза между метаморфизированным палеозоем. Эти острова юры срезаны поверхностью денудации. На последней развита мощная кора латеритового выветривания, свидетельствующая о развитии в этот период гилейных лесов и в то же время о континентальном режиме Центральной Азии (1954, стр. 13). Как указано в работе И. А. Ефремова, по определению А. Н. Криштофовича, в юрский и нижнемеловой периоды встречались: саговник *Podozamites Eichwaldii* Heer. и из хвощовых *Pityophyllum kobukense* Sew., *Phyllotheca* sp., мараттиевый папоротник *Pecopteris anthriscifolia* Zal., из птеридосперм *Noeggerathiopsis aequalis* Krysht., *N. Dezavini* Neub., *N.* sp., *Rhachiopteris* sp., *Zamiopteris glossopteroides* Schmalh., затем *Samaropsis* sp. и стволы кордаитов. Впол-

не возможно, что последние два вида птеридосперм могут относиться, по А. Н. Криштофовичу, а также по М. Ф. Нейбург (1932), к верхам палеозоя (верхний карбон).

Как указывалось выше, по И. А. Ефремову, нижнемеловые отложения резко отделяются от верхнемеловых происшедшими в промежуточный между ними период эпейрогеническими движениями. Нижнемеловые толщи входят в состав «сильно дислоцированного древнего основания, на которое с размывом налегают как верхнемеловые (рис. 4), так и третичные отложения» (1949, стр. 24). К верхнему мелу относится знаменитое захоронение животных в подножиях хребта Нэмэгэту в южной Гоби. Здесь была найдена многочисленная фауна динозавров: зауролофы, зауроподы, траходонты, карнозавры, панцырные динозавры (последние обитатели засушливых местообитаний), дизалатозавры (жители прибрежных лесов), крокодилы, черепахи и др. Верхний мел лишен угленосных толщ и сланцев, но в нем нередко попадаются растительные остатки в виде древесных стволов до 0.25—0.5 м в диаметре и до 2—3 м длины, относящиеся к таксодиеобразным, часто нагроможденные в виде лесного залома (Бэдлен, Алтан-Улы). Эти остатки встречаются то в форме обломков небольших стволиков болотных растений с мягкой тканью, то в виде их отпечатков (Цаган-Улы). Фауна и растительные остатки, а также отсутствие, по данным И. А. Ефремова, угленосности свидетельствуют, что в этот период (верхний мел) были развиты по прибрежьям водоемов (морских замкнутого типа и пресноводных — озерных) и по лагунам болотистые леса, а между ними распространен какой-то тип растительности аридного типа. О последнем свидетельствуют наличие ветровых многогранников в костеносных фангломератах и фауна панцырных динозавров (Ефремов, 1954, 1955). Вообще, с верхнего мела началась постепенная аридизация Центральной Азии.

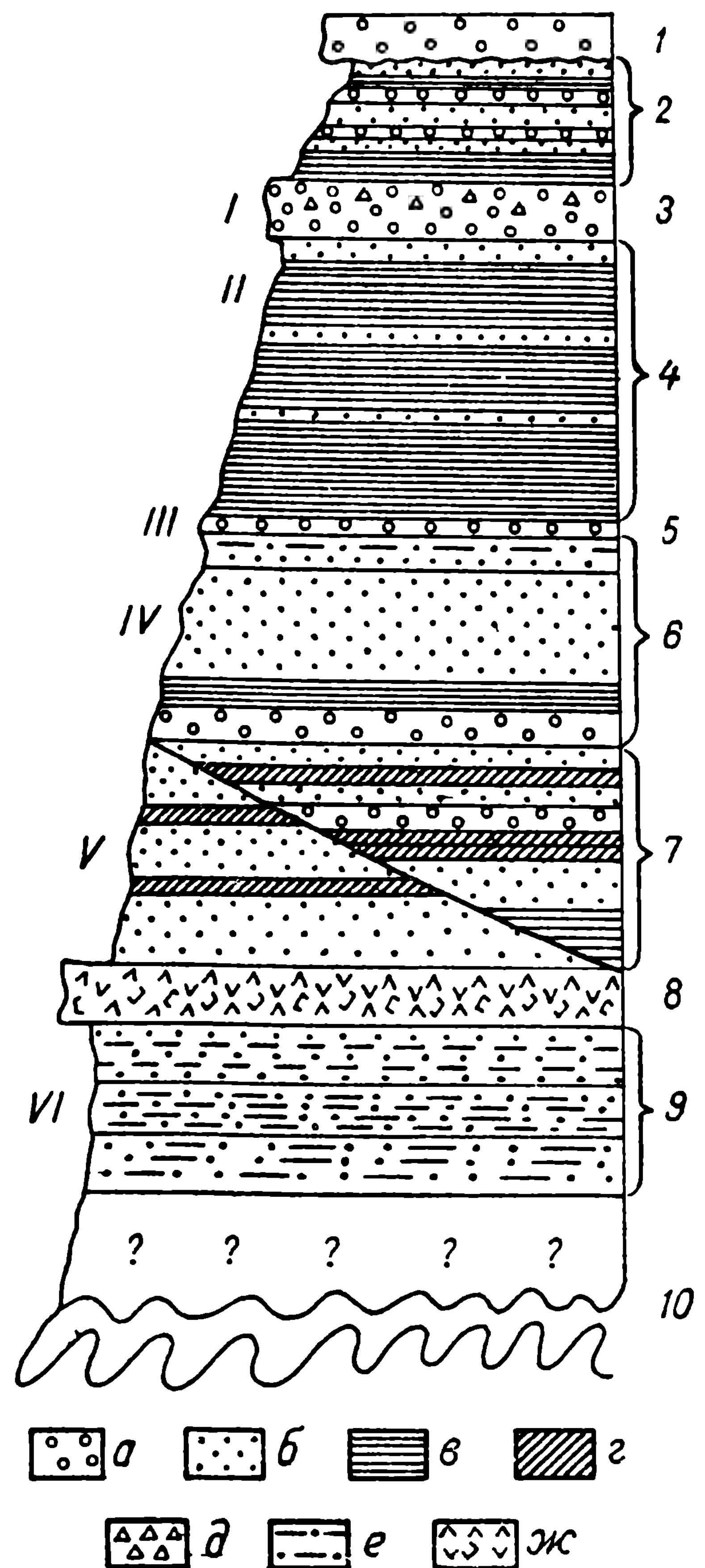


Рис. 4. Сводный схематизированный разрез верхнего мела Монголии.

а — конгломераты, *б* — пески и песчаники, *в* — глины, *г* — мергели, *д* — брекчии, *е* — песчаники с растительными остатками, *ж* — базальты. *I* — главный костеносный горизонт Баин-ширэ; *II* — глинистая серия Баин-ширэ и Ширэгин-гашуна; *III* — нижний костеносный горизонт Баин-ширэ, верхний горизонт Хара-Хутул и Нэмэгэту; *IV* — основные костеносные горизонты Нэмэгэту, Олгай-улан-наб, Ширэгин-гашун, средний горизонт Хара-Хутул; *V* — Баин-дзак; *VI* — нижний костеносный песчаник. *1* — конгломераты с кварцевой галькой (переход к палеоцену); *2* — серия рыхлых песков и галечников, реже песчанистых глин; *3* — фангломераты и брекчии; *4* — красные и бурые известковистые глины с редкими прослоями песков и песчаников; *5* — черепахоносные конгломераты; *6* — серия косослоистых песков и глыбовых песчаников речного и озерного типа; *7* — пески, глины, конгломераты и мергели, в других фациях — эоловые пески с прослоями мергелей; *8* — базальты и долериты; *9* — песчаники с растительными остатками; *10* — поверхность несогласия (по И. А. Ефремову).

Переход мела в кайнозой до сих пор в смысле непрерывности развития органических форм остается неясным, поскольку специальной палеонтологической экспедиции в пределах Монгольской Народной Республики не удалось обнаружить этого перехода вплоть до эоцена. Палеоцен, по И. А. Ефремову (1954), известен только из одного пункта, каковым является захоронение в Хашиату (Монгольская Народная Республика) в восточной части Баин-дзака. В данном местонахождении были обнаружены редкие остатки первых млекопитающих (примитивные пантодонт и диноцерат, креодонты, насекомоядные), черепах и др. Нижнеэоценовая фауна несколько сходна с палеоценовой и содержит довольно однородную фауну млекопитающих (пантодонты, диноцераты, креодонты, крупные титаноцерии), черепахи и т. д. И. А. Ефремов полагает, что в этот период, судя по обилию лесной фауны млекопитающих, речные ложа были окружены лесами. В поздний же эоцен появление крупных парнокопытных заставляет предполагать развитие пространств степного типа или редких сухих лесов. Олигоценовая фауна по своему характеру приближалась к тургайской индрикотериевой фауне Советского Союза (носороги, лошадиные, тапироиды, мелкие парнокопытные, грызуны, мелкие сумчатые, насекомоядные, оленевые, гиенодонты, птицы, черепахи и др.). Эта фауна заставляет предполагать, что климат тогда был более засушливый (Ефремов, 1954, стр. 247). По тому же автору, с конца миоцена начали подниматься гобийские горстовые хребты; на западе Монголии также происходил рост горных сооружений. В нижнемиоценовых слоях Улан-Тологоя впервые найдены остатки примитивного жвачного. В захоронениях миоцена и нижнего плиоцена (Атаи Тээли, Оши, Чжиргаланту, Бегер-нур, Хунг-тур) обнаружены кости многочисленных млекопитающих (носороги, жирафы, гиппарионы, мастодонты, маралы, антилопы, газели, верблюды, грызуны), черепахи, птицы (в частности страусы), рыбы и др.

Как показывает вышеприведенный список животных, эта ископаемая мио-плиоценовая фауна относится к типичной гиппарионовой фауне и по своему характеру ближе всего филогенетически связана с китайской гиппарионовой фауной Шаньси, Шэньси, Каньсу и др. (Беляева, 1937). По И. А. Ефремову (1954), мио-плиоценовая гиппарионовая фауна обнаруживает близкие связи с сиваликской пригималайской фауной Индии, но последняя отличается лесным характером (присутствие обезьян, бегемотов и др.). Е. И. Беляева (по Ю. А. Орлову) пишет, что ошинская гиппарионовая фауна имеет много общих черт с павлоградской фауной (того же возраста) и тем самым устанавливает связь со среднеазиатскими и европейскими формами. Детальный морфолого-систематический анализ мезозойских и особенно третичных фаун Монголии привел И. А. Ефремова к заключению об исключительном своеобразии и богатстве фауны рептилий и млекопитающих и автохтонном ее происхождении в Центральной Азии с отрицанием миграции из Америки, как предполагали американские исследователи. Он подчеркивает, что Азиатский материк имел первостепенное значение в формировании фауны кайнозоя, а возможно и мезозоя, считая, что это должно относиться и к флоре. В то же время Ефремов указывает, что некоторые «гондванские» пермские растения возникли в центре Азиатского материка. По его мнению, это подтверждается еще недавним открытием в Китае лесов секвойи, которые в Азии были известны только в ископаемом состоянии (Ефремов, 1954, стр. 27). Конечно, под секвойей у автора нужно понимать метасеквойю.

С каким же реконструированным растительным покровом связывают Е. И. Беляева и И. А. Ефремов существование в мио-плиоцене гиппарионо-

вой фауны? По последнему автору, монгольские местонахождения свидетельствуют о преобладающем степном или лесо-степном характере растительности, но с более прохладным климатом, чем в палеогене. Однако присутствие мастодонтов указывает на обилие водных бассейнов, очевидно с соответствующей прибрежной растительностью. Е. И. Беляева также подтверждает, что в неогене растительность была степного характера. В. А. Обручев (1945) упоминает, что слои мела, лишенные углей, так же как и в третичный период, показывают, что климат был настолько сухим, что даже по берегам озер господствовала степь, причем он высказывает предположение о колебании климата в эти периоды от большой сухости до известной степени его влажности при общей тенденции развития процесса в сторону более сухого климата (стр. 142). Тот же автор позднее (1947) сообщает, со ссылкой на американских ученых, что климат мелового и третичного периодов представлял ряд чередований от сухого к влажному. В своей более ранней (1949) работе И. А. Ефремов высказывает мысль, что ход процесса аридизации гобийских районов в основном происходил двумя этапами с промежутком большего увлажнения между ними. Максимум опустынивания был связан с последними наивысшими поднятиями гор, продолжающими этот процесс и ныне. Очевидно, это время падало на вторую половину постплиоцена. В. М. Синицын (1949) это время уточняет границами между неогеном и плейстоценом. По ряду авторов (Обручев, 1945; Синицын, 1949; Ефремов, 1954), образование настоящих пустынь хронологически может быть исчислено только несколькими тысячелетиями и даже почти историческим временем. В. А. Обручев в доказательство приводит погребенные почвы, И. А. Ефремов — наличие под почвой в ныне задернованном покрове гаммад средней Гоби пустынных многогранников с пустынным загаром. В. М. Синицын приводит ряд весьма существенных доводов в пользу своего взгляда, как, например, постоянное расширение пределов пустынь Центральной Азии и увеличение очагов развевания и песконакопления песчаных массивов, общее уменьшение влаги, уменьшение в Центральной Азии древесной растительности (сухостойные леса), пастбищных угодий и культурных земель, гибель многих городов [можно вспомнить хотя бы открытие П. К. Козловым (1923, 1927) развалин города Хара-Хото], и даже исчезновение целых государств, великое переселение народов (нашествием в Европу завоевателей), уменьшение вообще населения и новое его распределение в Центральной Азии. Г. Е. Грумм-Гржимайло еще ранее (1933), дискуссируя с Л. С. Бергом, высказал мысль, что развитие пустынь в Центральной Азии получило особенно большое значение в историческое время и что оно в основном обязано населению, которое уничтожало лесные массивы. Однако этот автор нисколько не отрицает, что степи и пустыни были развиты в ранние геологические периоды, объясняя лишь расширение степей и пустынь деятельностью человека, причем основывается исключительно на многочисленных литературных исторических источниках, почерпнутых главным образом из китайских летописей.

Э. М. Мурзаев (1952) является, в общем, сторонником аридизации климата в Монголии с мела и придерживается мнения о колебаниях его в пределах этого процесса от более влажного до более аридного в различных частях территории и в различные моменты ее геологической истории. При этом он основывается на изменениях базисов эрозии гидрографической сети и соотношении действующих речных бассейнов ныне и в прошлом, судя по сухим руслам рек и озерным котловинам, эрозии, де-

фляции и аккумуляции отложений, по прослойкам гипса в третичных отложениях и т. д. Наибольшей пустынностью климат Центральной Азии обладал, по мнению этого автора, в ксеротермический период, но не в несколько более влажный современный. Мурзаев полагает, что факты, почерпнутые из природы, не согласуются с историческими данными о формировании пустынь на протяжении последних тысячелетий. Начиная с мезозоя климат Центральной Азии, по Э. М. Мурзаеву, имел «тенденцию к изменению в сторону сухости, правда до конца мелового времени еще не являвшегося пустынным» (стр. 148). В отношении третичного периода Мурзаев присоединяется к мнению ряда авторов о степном характере ландшафтов этой части Азии. Однако следует указать, что Мурзаев не везде последовательно и четко определяет понятие «пустыни». Например, он присоединяется к В. П. Маслову (1948), что в третичное время в некоторых местах, локально, был пустынный режим (оз. Убса-Нор в Туве, Котловина Больших Озер), реликтово отображенный и ныне. О том же говорит, по его мнению, наличие в третичных отложениях гипсов и засоления, что указывает на резкое изменение климата в сторону сухости. Нахождение прослоек гипсов обычно связывают с пустынным режимом. Затем (на стр. 189) Э. М. Мурзаев пишет, что «наступление аридного климата представляется нам совершившимся совсем недавно». Однако ранее, как уже мною упоминалось, автор аридизацию климата признает с верхнего мела и на протяжении всего третичного периода. Очевидно, приведенную выше цитату нужно понимать так, что автор подразумевал в данном случае наступление аридного климата совсем недавно не исторически, а геологически. На стр. 275 он, на основе изучения фауны по литературным источникам, пишет, что «пустынный режим в Монголии существует уже в течение длительного времени».

Своеобразный взгляд на пути развития современных пустынь высказывает П. П. Сушкин (1925). Основываясь на островных в основном ареалах некоторых горно-степных и пустынных птиц, а также некоторых других животных, он полагает, что этого типа фауна геологически весьма древняя (позднемиоценовая или даже плиоценовая), сложившаяся большей частью на месте путем «депрессии» других предковых типов. В процессе опустынивания северо-западная Монголия была занята пустынными фаунистическими элементами Центральной Азии, на что указывают ныне встречающиеся там древние алтайские эндемы. Что же касается восточной Монголии, то фаунистически «это часть Маньчжурии, опустошенная изменением климата, лесная страна», не давшая «материала для выработки местных пустынных форм, а центральноазиатские сюда большею частью не проникли». Таким образом, эта часть Монголии, по словам автора, является «вторично сближенной» с остальной Центральной Азией путем обеднения фауны в одном и том же направлении под воздействием сходных климатов (стр. 80).

Рассматривая разрывы ареалов птиц и других животных, представителей лесной и кустарниковой фауны, распространенных на западе, востоке, а часто и на юге от Центральной Азии как бы обнимающими ее полукольцом с юга или даже окружающим кольцом всю эту часть Азии, П. П. Сушкин объясняет эти разрывы на основе изучения филогенетических связей как весьма недавние.

Принимая во внимание все эти факты, а также отсутствие в центральной пустынной Азии представителей таких влаголюбивых родов, как Rana (лягушка) и Hynobius (углозуб), автор приходит к выводу, что «ныне преобладающий экологический (пустынно-степной, — *М. И.*)

характер Центральной Азии определенно давнего происхождения. Но преобладание его, обширное распространение фауны соответствующего типа, а также дефекты фауны (разрывы ареалов, — *М. И.*) — факт недавнего времени» (стр. 75). На учете данных фаунистического анализа, главным образом на роде фазанов, он считает, что «Гашуньская Гоби с песками Кум-таг представляет древнейшую часть гобийской пустыни» (стр. 77).

Исключительно интересная статья В. Г. Гептнера (1945) о формировании Великого пустынного пояса Палеарктики построена в основном на анализе фауны млекопитающих, главным образом грызунов. В этой работе отстаивается взгляд о значительной геологической древности пустынь всего названного выше пояса, т. е. от Африки до Центральной Азии. Не могу не привести подлинных слов этого автора: «Достаточно большой набор специфических форм и групп и резкая и определенная специализация их признаков указывают на давность воздействия пустынной обстановки на фауну. Пустынно-степная фауна и сама по себе эта зона, если о ней судить зоогеографически, есть достаточно древнее и по своим условиям достаточно постоянное образование... Едва ли пустыни изменялись в такой степени, чтобы в них из чуждых ландшафтов могло появляться что-нибудь более значительное, чем тугаи или пространства степного типа. Основной ландшафт уже очень давно, очевидно, оставался тем же, что и теперь» (стр. 22). В этом отношении он стоит на противоположной точке зрения, чем М. А. Мензбир. По его убеждению, пустынно-степная фауна развивалась в виде особых самостоятельных очагов, между которыми в различные периоды могли происходить известные миграции. Эти очаги следующие: 1) североафриканский (сахарский); 2) переднеазиатский, связанный с горными кустарниковыми фитоценозами (фриганой, маквисом и т. д.); 3) ирано-афганский, в значительной мере гаммадный, предгорий, скальных и других подобных местообитаний; 4) туранский — равнин Турана, в особенности его песчаных массивов и глинистых пустынь; 5) казахстанский, тесно связанный с 6) монгольским очагом и характеризующийся плотными почвами равнин. Последние два очага этот автор сближает на основании известной общности в один монголо-казахстанский, причем подчеркивает, что эти два очага «представляют собой в достаточной мере самостоятельные образования» (стр. 25). Кроме того, указывается, что казахстанский очаг имеет бо́льшую связь с Джунгарией, чем с монгольским очагом. Кстати сказать, под монгольским очагом он понимает всю Центральную Азию. Автор не согласен с Н. А. Северцевым (1877), который считал пустыни Средней Азии по фауне переходными от североафриканских к центральноазиатским. В. Г. Гептнер (1945) отрицает понятие Восточно-Средиземноморской области как какого-то самостоятельного очага в развитии фауны, т. е. той области, которая так прочно вошла в ботаническую литературу то под именем Восточного Средиземноморья, то под названием Древнего Восточного Средиземья. Этот автор полагает, что фауна «Восточного Средиземноморья» есть не особый очаг, а результат миграций «нейтрального», «генерализованного» типа видов с севера из Европы, с юга из Африки (северной Сахары) и в значительной степени из мигрантов переднеазиатского пустынно-степного очага. Поэтому он считает, что нет никаких оснований реконструировать так называемую эгейскую сушу — центр «восточно-средиземноморских элементов», а, во-вторых, предлагает термин этот отбросить совсем. Нам, ботаникам, не мешало бы еще раз разобраться в этом на ботанических материалах и подумать над тем, действительно ли существует такая особая восточно-

средиземноморская флора как ныне, так и в прошлом. Поскольку это не входит в специальную задачу моей статьи, я не буду анализировать теперь это положение.

Хотя В. Г. Гептнер и указывает, что геологами утверждается древность пустынь Центральной Азии, сам он на этом вопросе мало останавливает свое внимание. Однако, судя по ряду высказываний в связи с решением судеб пустынной фауны Средней и Передней Азии, он этим пустыням как будто отдает предпочтение в исконной геологической древности, больше касаясь пустынь «монгольского» очага Центральной Азии вообще, за исключением Тибета, при рассмотрении миграций отдельных африканских и среднеазиатских видов в эти пустыни.

В. В. Кучерук по работе Э. М. Мурзаева (1952) придерживается мнения, что гобийская пустыня есть один из древнейших центров формирования пустынной фауны; особенно это относится к грызунам, причем автором указывается, что в послеледниковое время произошло расширение пустынных элементов фауны как гобийского очага, так и за счет негобийских элементов.

Наконец, следует обратиться еще раз к палеоботаническим свидетельствам, которые обычно позволяют более непосредственно решать вопрос о былых судьбах страны и вместе с этим о путях перестройки флоры. В этом отношении Центральная Азия находится в весьма неблагоприятных условиях. До сих пор мы должны отметить крайнюю бедность этих свидетельств. Палеозой не представляет для нас интереса. Из мезозоя чрезвычайно интересна находка В. М. Чудинова в юго-восточной Монголии, в пустынно-степной местности между хр. Дельгер-Хангай и горой Арлагинты, беннеттитового *Cycadeoidea*, определенного и отнесенного М. Ф. Нейбург (1932) к нижнему мелу. Целыми стволами и обломками *Cycadeoidea* покрыта площадь приблизительно в 300 м^2. Здесь же в непосредственном соседстве с костями динозавров находились и окаменевшие стволы какого-то хвойного.

Вероятно, верхнеюрскими или меловыми, по определению А. Н. Криштофовича (1930), являются чрезвычайно бедные, плохой сохранности растительные остатки из монгольских континентальных слоев, собранные Н. Н. Лебедевым в центральной Монголии, приблизительно в 350 км к юго-западу от Улан-Батора. Найдены отпечатки *Phoenicopsis*, весьма приближенно отнесенные к этому роду гингковых. Кроме того, в этих отложениях имеются отпечатки папоротника *Coniopteris* sp. Прочие остатки совершенно неопределимы. Другие известные палеоботанические открытия из мезозоя указаны выше.

Довольно значительные палеоботанические свидетельства, собранные экспедицией И. А. Ефремова в Монголии из нижнего мела в виде стволов деревьев, мягких стеблей, отпечатков листьев и образцов для спорово-пыльцевого анализа, до сих пор или не определены, или не опубликованы.

Большинство палеоботанических свидетельств по Центральной Азии из третичных отложений в основном известны из плиоцена. Ближайшим наиболее богатым местонахождением у границ Центральной Азии с запада является флора Ашутаса. Выяснение ее видового состава принадлежит ряду авторов. «Флора Ашутаса» вышла в виде особого труда под редакцией А. Н. Криштофовича (1956). Эта флора разными авторами определяется различно: то как миоценовая (И. В. Палибин), то как нижнемиоценовая и верхнеолигоценовая (М. Ф. Нейбург), то только как нижнемиоценовая (А. А. Чигуряева) или олигоценовая (В. А. Вахрамеев). Флора Ашутаса представлена главным образом листопадными лесными видами тургай-

ской свиты, однако с большой примесью лесов муссонного типа и представителей тропических болот (*Taxodium dubium* Heer и *T. tinajorum* Heer и др.). В этой флоре весьма характерно присутствие *Pseudolarix fossilis* Jarm., указанных выше видов *Taxodium, Metasequoia disticha* Miki, *Glyptostrobus europaeus* Heer, *Pterocarya castaneifolia* Schlecht., *Cyclocarya cycloptera* Iljinskaja, *Phellodendron grandifolium* Iljinskaja, *Ailanthus Confucii* Ung. и др. Некоторые из этих видов связаны с восточной Азией и существуют там в живом состоянии и в настоящее время. Следует отметить, что в нижнемеловых отложениях Гоби (Нэмэгэту) И. А. Ефремовым была обнаружена довольно большая площадь, занятая остовами стоящих пней болотного кипариса (*Taxodium* sp.). В олигоцен—миоцен в Центральной Азии ни углей, ни углистых сланцев не известно, так как в третичный период еще с верхнего мела установился аридный климат.

С востока и северо-востока с Центральной Азией граничат третичные флоры суйфунской свиты и с севера дальневосточная, также угленосная, свита флоры Райчихи (долина Амура между рр. Зеей и Буреей), резко отличные по своему флористическому составу. Если первая, определяемая А. Н. Криштофовичем миоценовым периодом, содержит такие характерные элементы, как *Metasequoia disticha* Miki (*Taxodium distichum* Heer pro parte), *Glyptostrobus europaeus* Heer, *Pterocarya* sp., *Sequoia Langsdorfii* (Brongn.) Heer и др., а также типичные листопадные элементы тургайского типа, то флора свиты Райчихи этим же автором (1946б, 1952) относится к палеоцену или эоцену. Последняя флора несет уже отпечаток некоторой ксерофилизации, что уже не свойственно верхнемеловой цагаянской флоре, которая послужила, как известно, дальнейшим развитием третичной тургайской флоры. А. Н. Криштофович связывает ксерофилизацию флоры Райчихи с наступлением континентальной фазы внутри Азии, особенно резко проявившийся в Монголии (1952, стр. 69). В этой флоре совсем отсутствуют хвойные (*Taxodium*, *Sequoia, Libocedrus*, *Pinus*), которые известны для цагаянской флоры и для всех третичных флор Дальнего Востока.

Можно предполагать, что до аридизации климата в Центральной Азии еще в нижнем мелу были развиты тропические леса типа южно-восточноазиатских тропических лесов в сообществе с теми американскими представителями, которые ныне уже вымерли в Азии. Олигоценовая флора Ашутаса и обедненная ксерофилизацией флора Райчихи показывают как бы стадии исчезновения этих лесов к началу третичного периода в Центральной Азии.

Плиоценовая флора этой страны хорошо описана Р. Чени (Chaney, 1935в) в работе, касающейся ископаемой флоры Куча, непосредственно зарегистрированной в Центральной Азии [в двух местонахождениях Кашгарии (Синдзан), одном из Ганьсу, одном из Тибета и одном из Монгольского Алтая]. В ней описывается флора, относимая им как на основании литологических и стратиграфических, так и фаунистических и сравнительно флористических данных к верхнему плиоцену: *Populus Norinii* Chaney (соответствует современному *P. euphratica* Oliv.), *Ulmus Hedini* Chaney (соответствует нынешнему *U. pumila* L., рис. 5), *Clematis pliocenica* Chaney (соответствует современному *C. fusca* Turcz.), *Spiraea sinkianga* Chaney (сходна с некоторыми современными корейскими видами), *Rosa Horneri* Chaney (родственна современной *R. acicularis* Lindl.), *Acer pliocenicum* Chaney (относится к типу *Negundo,* родствен современному азиатскому виду *A. Henryi* Pax). Кроме того, в составе флоры Куча много листьев злаков (тип *Elymus*) и осоковых (*Cyperacites*), а также

водных растений (*Typha latissima* A. Br., *Nuphar Bohlini* Chaney). По этому автору, доминирование растений во флоре Куча, близкие виды которых растут в несколько более мезофильной обстановке, в прилежащих районах Центральной Азии, как и другие упомянутые обстоятельства, приводят к выводу, что климат в течение поздней эпохи третичного периода хотя и был аридным, но несколько более влажным, чем в настоящее время. Кроме того, это подтверждается еще обилием водных растений, из которых желтая кувшинка (*Nuphar*) ныне в Центральной Азии не встречается, что подчеркивает еще более распространенность в этот период озерных ландшафтов. Чени имел в своем распоряжении и плиоценовые остатки из других пунктов, лежащих уже в самом Китае, в провинциях, примыкающих к Центральной Азии. Сопоставление с ними для общей картины климата в этой части Азии в третичном и начале четвертичного периода для нас представляет большой интерес. Изучение этим автором двух местонахождений верхнеплиоценовых флор в Шэньси, одного в пункте Тунген в южной части этой провинции (1935а), другого в Тайку в центральной части провинции, показало, что в первом случае характер ископаемой флоры не отличался существенно от флоры Куча [*Populus Norinii* Chaney, *Ulmus shansiensis* Chaney, *Salix bienensis* Chaney, *S. Teilhardii* Chaney, *Phyllites* sp. (? — *М. И.*), *Cyperacites* sp.] и что в южном Шэньси климат в верхнем плиоцене может быть характеризован как полуаридный, не более чем с 300 мм осадков в год и крайними сезонными колебаниями температур. Во втором случае, в пункте Тайку флора была значительно богаче (*Picea* sp., *Ulmus shansiensis* Chaney, *Ribes Barbourii* Chaney, *Amelanchier Wognii* Chaney, *Leguminosites climensis* Chaney, *Acer pliocenicum* Chaney, *A. taikuensis* Chaney, *Cyperacites* sp.), что говорило о более влажном климате в центральном Шэньси и более высоких поднятиях страны. Но все же мелколистность ископаемых видов в сравнении с филогенетически родственными видами из мезофильных условий и жесткая текстура листьев указывают на сравнительную аридность климата. Кроме того, это подтверждается и преобладающей массой травянистых остатков (*Cyperacites* sp.), подчеркивающих ограниченность значения древесно-кустарниковой растительности и близость распространения обширных травянистых пространств в позднем плиоцене центрального Шэньси. Наконец, в своей работе об ископаемых эндокарпиях *Celtis Barbourii* Chaney в местонахождении Чукутянь (*Choucoutien*) из позднего плиоцена и раннего плейстоцена и в пункте Куотс (*Kuots*) вблизи Калгана в провинции Чахар, по существу уже почти в пустынной Центральной Азии, из позднего плейстоцена Чени (1935б) указывает, что эти данные приводят к убеждению, что климат этих мест в верхнем плиоцене и даже плейстоцене был почти такой, как в настоящее время в северном Хэбэе (Чжили), где виды каркаса (*Celtis*) произрастают и ныне. В Чахаре у границ восточной Монголии каркас в современной флоре отсутствует. На основании этой серии палеоботанических свидетельств Чени совершенно справедливо приходит к выводу, что в течение плиоцена, особенно верхнего, климат на огромном протяжении от Кашгара до Шэньси носил явные ксерические черты и мог быть характеризован как полуаридный, несколько более влажный, чем в современный период в Центральной Азии. Эта тенденция, по автору, к постепенному установлению более прохладного и более аридного климата в этой части Азии наметилась еще с олигоцена, что создает известный параллелизм с климатическими изменениями, происходящими в течение третичного периода в западных районах Северной Америки.

Таким образом, непосредственные палеоботанические свидетельства, хотя и скудные, дают некоторую возможность восстановить характер растительности и этапы ее развития с плиоцена, но раннетретичная флора для нас пока неизвестна вследствие почти полного отсутствия ископаемых остатков растений. Но есть целый ряд косвенных палеоботанических данных, которые убеждают нас в существовании в замкнутой территории Центральной Азии аридных условий «по крайней мере с мелового периода». А. Н. Криштофович (1936, 1946а) придает этим косвенным



Рис. 5. Южно-Гобийский аймак, урочище Борцзон-Гоби. *Ulmus pumila L.* по сайру (по А. В. Калининой).

свидетельствам большое значение и на многочисленных примерах, в том числе на истории развития флор Центральной Азии, убедительно доказывает, что во многих случаях перерывы в геологических летописях, если они не связаны с региональной трансгрессией моря, объясняются существованием в известные прошлые периоды эволюции растительного покрова травяных пространств степных, пустынных, саванных или других типов аридной растительности или даже зарослей ксерофильных кустарниковых и древесных формаций. Вследствие отсутствия необходимых условий для фоссилизации в эти периоды и сами палеоботанические свидетельства не могут быть обнаружены.

Нахождение для таких пространств отпечатков ив, тополей, вязов, ольхи и других пойменных древесных видов, как это отмечено, например, для меотических глин окрестностей Одессы или для третичных отложений Чаткальского хребта Средней Азии, ни в коем случае не говорит о распространении лесных типов растительности, а, наоборот, косвенно подтверждает существование травяных формаций, среди которых были развиты в долинах пойменные (тугайные) леса, как это мы имеем и в на-

стоящее время во всех аридных областях, в том числе и в пустынях. Плавни юга степной области европейской части СССР и тугайные леса пустынь Средней Азии особенно ярко иллюстрируют это положение. На основании всех указанных выше косвенных соображений А. Н. Криштофович (1946а) приходит к выводу, что в Центральной Азии «наметилось ядро сухого континентального климата, сыгравшего не малую роль в эволюции растительности этой страны» (стр. 49); это ядро появилось в Монголии «еще в эпоху развития там богатой динозавровой фауны во время отложения озерных и эоловых отложений Джадохта и Ирен-Дабасу», т. е. позже эоцена, а вероятно, уже с мелового периода, с века динозавров (стр. 62).

II

Все изложенные факты убеждают нас в том, что аридные условия существовали в Центральной Азии по крайней мере с верхнего мела, не претерпевая никаких острых моментов, которые могли бы нарушить непрерывное развитие ксерофильных флор этих обширных территорий. Это обстоятельство, а в связи с этим и глубокая, геологически давняя изоляция Центральной Азии должны были привести, если растительность этой страны представляла уже с верхов мела истинную пустыню, и к соответствующей флоре, которая в современном аспекте раскрыла бы в своем составе значительный эндемизм, отмечающий основные этапы развития этой флоры. Совокупность условий аридной среды на протяжении геологически долгого периода говорит о необходимости значительного нарастания эндемизма, как это мы наблюдаем во флоре пустынь всех материков, где геологическая давность их существования и изоляция еще со времен, предшествующих возникновению или по крайней мере широкому развитию покрытосеменных растений, обеспечивали глубокое их своеобразие. Относится ли к этого типа флорам и пустынная флора Монголии и Центральной Азии вообще, познать можно только из соответствующего анализа этих флор и сопоставления их с пустынными флорами других континентов.

Если мы обратимся к аридным областям и, в частности, к пустыням Америки, то факт своеобразия ее флоры резко подчеркивается уже с первого взгляда характерными, только ей свойственными семействами. Таковы многочисленные роды кактусов, семейства *Fouquieriaceae, Crossosomataceae, Koeberliniaceae, Agavaceae*, а также многие эндемичные роды. Кроме того, широкое развитие в этих областях получают представители древних космополитных ксерофитных семейств, не имеющих близких филогенетических связей с лесными флорами. Сем. *Chenopodiaceae* в этих пустынях обладает рядом эндемичных родов, как *Sarcobatus,* образующий, по Ульбриху, даже особое подсемейство, затем роды *Allenrolfea, Grayia, Suckleya, Endolepis* и др. Сем. *Zygophyllaceae* выделяет здесь также своеобразные роды, как *Larrea, Porliera, Pintoa, Plectocarpa, Bulnesia, Metharme* и др., а роды *Viscainoa, Chitonia, Sericodes* образуют в пустынной Америке особое подсем. *Chitonioideae.* Все это говорит об исключительной древности этих пустынь и ненарушенном непрерывном развитии их флор еще с начальных этапов развития покрытосеменных растений (Ильин, 1947).

Флора аридных областей Австралии также обладает высоким эндемизмом, свидетельствующим об известной изоляции и длительной истории ее развития. Древовидный род из лилейных — *Xanthorrhoea*, относящийся к особой трибе или подсемейству, а иногда вместе с двумя следую-

щими родами — к особому сем. *Xanthorrhoeaceae* порядка Agavales (Хэтчинсон); *Asypogon*, выделяемый в особую трибу или даже в подсемейство; *Kingia* (особая триба или подсем. *Calectasioideae*); злак *Spinifex* и другие — являются неотъемлемыми элементами ландшафтов ксерических областей Австралии. Космополитное пустынно-литоральное сем. *Chenopodiaceae* выделяется в указанных выше территориях сильным эндемичным очагом атриплексовой и кохиевой флор. Здесь отмечается целый ряд эндемичных родов, как *Morrisiella, Seniella, Pachypharynx, Scleroblitum, Theleophyton, Rumicastrum, Neopreissia, Haloxanthium, Malacocera, Austrobassia, Dissocarpus, Sclerolaena, Duriala, Didymanthus* и др. Сем. *Frankeniaceae* в пустынях Австралии имеет ряд эндемичных видов.

Флора пустынных областей южной Африки представляет пример особенного богатства эндемиками, часто весьма седой древности. Особенно показательна вельвичия. Напомним, что пыльца вельвичии была обнаружена А. А. Чигуряевой (1951) в олигоцене Западного Казахстана, а Е. Д. Заклинской (1953) в опоковых глинах Северного Казахстана. Некоторыми палинологами принадлежность этой пыльцы к данному роду подвергается сомнению. Однако ввиду того, что в Казахстане Е. Д. Заклинской обнаружена также пыльца кактусов из родов *Opuntia* и *Echinocactus* и пыльца эвкалиптов, представителей *Chenopodiaceae*, эфедры и т. д., находка пыльцы вельвичии приобретает вероятность. В этом отношении симптоматично указание С. Р. Самойлович (1953) пыльцы видов рода *Vittania*, отнесенного автором к типу пыльцы вельвичии из пермских отложений Приуралья. Эндемизм вельвичии для туманных пустынь южной Африки, таким образом, есть явление четвертичного периода или по крайней мере неогена.

Сем. *Aizoaceae* имеет главный очаг своего развития в этих пустынях. Виды рода *Aloë*, своеобразные молочаи, эндемичные небольшие семейства *Penaeaceae* (порядок Myrtales), *Grubbiaceae* (Santalales), *Geissolomataceae* (Myrtales), *Bruniaceae* (Rosales), *Achariaceae* (Parietales), близкое к сем. *Passifloraceae*, стапелевидные *Asçlepiadaceae (Stapelia, Hoodia, Trichocaulon)*, весьма многочисленные эндемичные роды из разных семейств резко подчеркивают своеобразие ксерофитных флор Капской области, показывая исключительно древнюю линию их развития (представители сем. *Chenopodiaceae* не характерны для южной Африки; известны только два эндемичных рода: *Exomis* и *Monochlamys* и некоторые виды, главным образом из родов *Salsola* и *Suaeda*). Затем имеется несколько эндемичных родов из другого космополитно-пустынно-литорального сем. *Zygophyllaceae*. Таковы род *Sisyndite*, монотипный род *Augea*, образующий особое подсемейство, монотипный род *Neoluderitzia* и многочисленные свойственные только Капской области виды *Zygophyllum*. Ряд эндемичных видов для этих пустынь и литоралей принадлежит к родам *Frankenia* и *Tamarix* и т. д.

Наконец флоры пустынных очагов северной Африки, Передней и Средней Азии также наделены многими своеобразными чертами и включают многочисленные эндемичные роды из различных семейств. Из сем. *Chenopodiaceae* только этой области свойственно самое большое его подсем. *Spirolobeae*, исключая космополитный род *Suaeda*, особенно обильны эндемичными для этих областей видами роды *Salsola* и *Anabasis*. Из подсем. *Cyclolobeae* для этих флор эндемична триба *Beteae*. Здесь находят свои основные очаги развития сем. *Frankeniaceae* и *Tamaricaceae*. Сем. *Zygophyllaceae* отличается обилием своеобразных видов рода *Zygophyllum*, эндемичным родом *Miltianthus*, монотипным родом *Tetradiclis*, входящим

в особое подсемейство. Многочисленные эндемичные роды из разных семейств [для Африки *Fredolia (Chenopodiaceae), Limoniastrum (Plumbaginaceae), Henophyton (Cruciferae), Ammodaucus (Umbelliferae), Warionia (Compositae)* и многие другие, а для Азии *Niedzwiedzkia (Pedaliaceae), Ferula (Umbelliferae)*; весьма многие родовые эндемики из *Cruciferae, Compositae, Leguminosae* и др.] рельефно вырисовывают пустынные очаги Африки, Передней и Средней Азии и так называемую область древнего Средиземноморья как область древнего развития ксерофитных флор (Попов, 1927; Ильин, 1946).

Таким образом, все древнейшие пустынные территории земли, которые имели возможность в силу условий среды непрерывного развития своей флоры с мелового или раннетретичного периода, обладают ныне высокоэндемичными флорами, отражающими все основные этапы своей эволюции. В них всегда можно выявить две основные черты развития. Первая иллюстрирует начальные этапы формирования пустынных покрытосеменных флор, что обнаруживается наличием филогенетически древнейших пустынно-литоральных семейств, не проявляющих никаких близких генетических связей с флорами лесными и являющихся общими для всех пустынь земли. Таковы сем. *Chenopodiaceae, Frankeniaceae, Zygophyllaceae, Mesembryanthemaceae*. Вторая черта выявляет уже более поздние стадии формирования пустынных флор и может быть отмечена по эндемичным семействам, свойственным только данным пустынным областям. Если для первого случая — начального этапа образования ксерических областей — это может быть легко объяснено инвазией литоральных элементов в область новообразующихся пустынь по сходным с литоралями солончаковым и песчаным местообитаниям в местах контакта литорали и пустыни, то для формирования пустынно-ксерофитных элементов из среды лесных, альпийских и других типов растительности, а также новых семейств, родов и т. д. необходим более продолжительный срок. Более детальное толкование флористических связей между пустынями и литоральными областями изложено мной в указанной выше работе (Ильин, 1947).

Проявляют ли флоры гобийских пустынь, Ордоса, Алашани, Цайдама, Кашгарии указанные черты, свойственные древним флорам? До моего доклада в 1948 г. мы имели в своем распоряжении слишком незначительные литературные источники, которые подвергали пустынную флору детальному флористическому анализу. Сюда относятся работы Н. В. Павлова (1925, 1929), составившего список растений северной части центральной Монголии, очерки Е. Г. Победимовой по растительности Монгольского Алтая и восточной Монголии (1933), В. И. Баранова по западной Монголии (1932) и еще ряд небольших работ, но самые интересные из них монографические очерки ряда родов В. Л. Комарова в его капитальной работе «Введение к флорам Китая и Монголии» (1908), а также статья М. Г. Попова (1931), касающаяся характера флор Кашгарии и Джунгарии. После 1948 г. появилась серия работ, в которых затрагиваются и вопросы развития флоры и растительности Монголии. Из них наиболее обстоятельными нужно признать монографию А. А. Юнатова (1950), а также представляющую интерес статью того же автора совместно с В. И. Грубовым (1952). Большое значение имеет появление конспекта флоры Монголии последнего автора (1955), в которой даются некоторые флорогенетические соображения.

Все путешественники и исследователи Азии согласно рисуют чрезвычайную бедность растительного покрова и в видовом отношении и просто

в пространственном развитии фитоценозов, вплоть до полного исчезновения его на определенных территориях. Пустыни Центральной Азии слагаются из четырех основных типов ландшафта: тянущиеся на громадном протяжении галечно-щебнистые пустыни (гаммады), массивы барханных и бугристых песков, солончаковые впадины и, наконец, горные кряжи, пересекающие равнинные части этих пустынь. Приведем некоторые высказывания исследователей по их подлинным описаниям. На бедность растительного покрова Гоби указывал еще П. К. Козлов (1923, 1927, 1928, 1947). Эту обедненность пустыни Гоби растениями подчеркивает и крупный исследователь Центральной Азии и Китая Г. Н. Потанин (1881—1883, 1893, 1903), подобным же образом передает впечатление от гобийских пустынь Н. М. Пржевальский (1875—1876, 1883, 1888).

В этих щебнисто-галечных пустынях «растительный покров достаточно резко отличается по составу и по своей редкости и бедноте видами» (Полынов и Лисовский, 1930, стр. 47). Наиболее характерными видами являются *Reaumuria songorica* Max., *Salsola gemmascens* Pall., *Anabasis brevifolia* C. A. M., *Nitraria sibirica* Pall., *Allium polyrrhizum* Turcz., *Statice aurea* L., *Peganum nigellastrum* Bge., *Tanacetum trifidum* DC., *T. achilleoides* DC., *Artemisia xerophitica* Krasch., *A. pectinata* Pall., *Eurotia ceratoides* (L.) C. A. M., *Gypsophila desertorum* Fenzl и немногие другие. Количество видов на каждом данном участке галечно-щебнистых пустынь Гоби весьма ограничено. Часто присутствуют лишь 2—3 вида. Е. Г. Победимова (1933) пишет, что в области гобийской полупустыни в районе Хухтологой (юго-восточная Монголия) щебнистая полупустыня покрыта *Reaumuria songorica* Max. и *Salsola gemmascens* Pall. Эти два растения и являются, по ее описанию, почти единственными представителями данных местообитаний. Изредка к ним примешивается *Allium polyrrhizum* Turcz., *Echinops Gmelini* Ldb. Иногда эта бесплодная пустыня занята почти только одними луками из *Allium polyrrhizum* Turcz., *A. tenuissimum* L., *A. mongolicum* Rgl., которые создают весьма своеобразные луковые фитоценозы. «Их обилие обнаруживает себя в сильном чесночном запахе, которым насыщен воздух и который особенно усиливается по вечерам и после дождя... В нашем представлении местный ландшафт так тесно связался с чесночным запахом, что мы склонны и этот последний причислить к характерным элементам его ландшафта» (Полынов и Лисовский, 1930, стр. 18). Н. В. Павлов пишет, что даже «самая богатая систематически растительность галечных пустынь обладает не больше чем 7—8 видами. Это солянки (*Anabasis brevifolia* C. A. M., *Salsola gemmascens* Pall.), тан (*Allium polyrrhizum* Turcz., рис. 6), реомурия (*Reaumuria songorica* Max.), единичные экземпляры крестоцветного (*Dontostemon crassifolius* Bge.) и пустынного качима (*Gypsophila desertorum* Fenzl). Наличие злаков случайно и ничтожно, большей частью это крохотный вид близкого к ковылям *Aristida adscensionis* L., еще реже небольшие площадки восточного ковыля (*Stipa orientalis* Trin.)» (Павлов, 1925). А. А. Юнатов (1950) эту оценку участия ковылей в пустынных степях и пустынях Монголии считает явно неправильной и утверждает даже, что виды ковыльков весьма для них характерны. В своих очерках растительности Монголии он дает обстоятельное описание фитоценозов пустынных степей (полупустынь) и пустынь (рис. 8) и заявляет, что гаммады весьма характерны для гобийских пустынь и отличаются очень бедным видовым составом, поскольку там преобладают «открытые» группировки, состоящие часто из 2—3 и даже одного вида. Этот автор выделяет, кроме гаммад, целый ряд пустын-

ных типов растительного покрова Монголии: борбудургановую (эдификатор *Salsola passerina* Bge.), баглуровую (рис. 7, эдификатор *Anabasis brevifolia* C. A. M.), саксауловую щебнистую (эдификатор *Haloxylon ammodendron* Bge., рис. 9), кустарниковую (состав эдификаторов непостоянен), галогетовую (эдификатор *Halogeton glomeratus* C. A. M. и *H. arachnoideus* Moq.), нанофитовую (эдификатор *Nanophyton erinaceum* Pall.). Песчаные пустыни в Монголии бедны и не занимают больших площадей. Сведения о растительности страны и ее использовании обстоя-

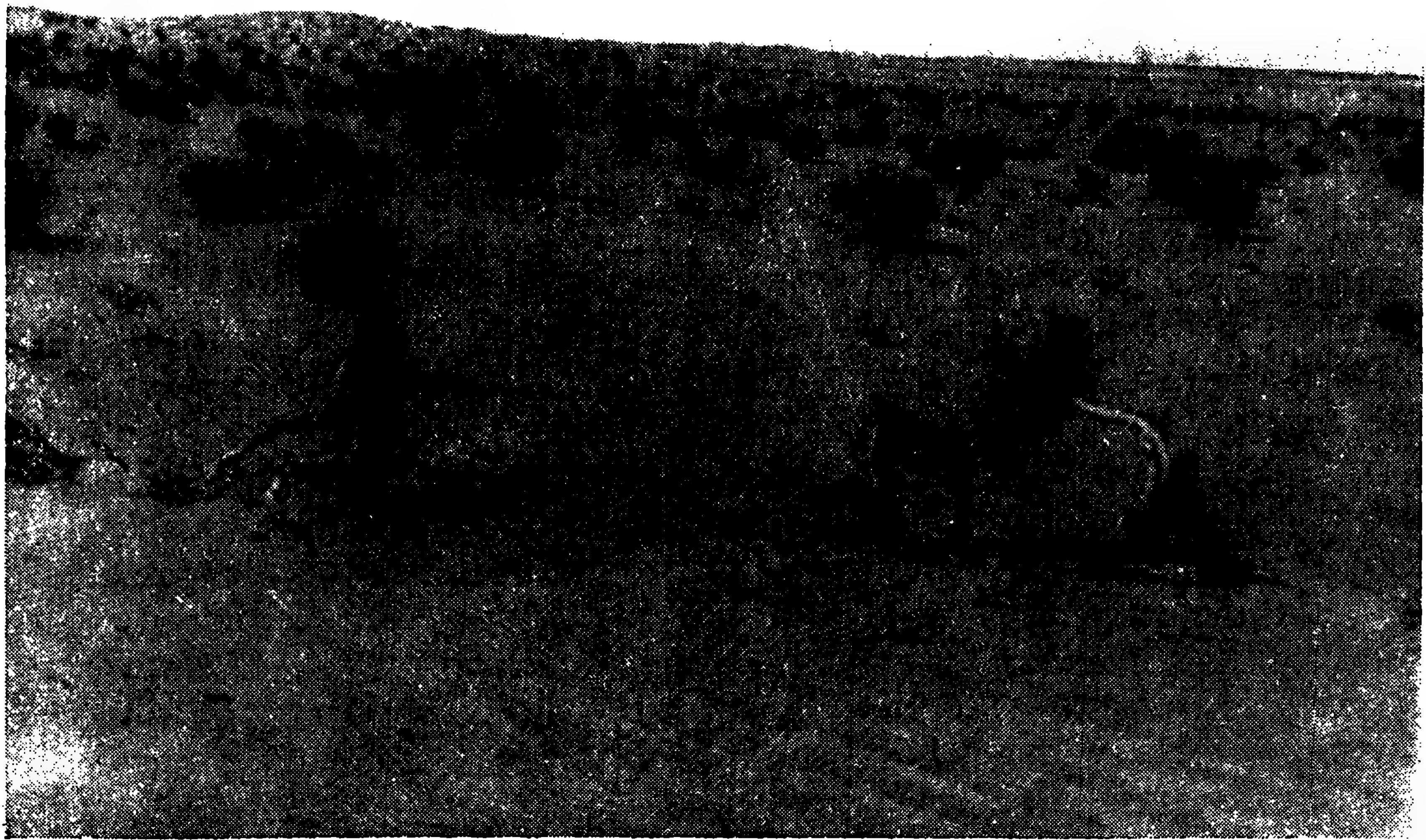


Рис. 6. Пустынная степь с *Allium polyrrhizum* Turcz. в Монголии (по А. А. Юнатову).

тельно даны в работах А. А. Юнатова (1954), И. А. Цаценкина и А. А. Юнатова (1951) и в стационарных исследованиях А. В. Калининой (1954).

Если мы обратимся к песчаным массивам других частей Центральной Азии, то они здесь широко развиты, повторяя ту же картину скудости растительного покрова и слагающего его видового состава растений. В упомянутых работах П. К. Козлова в пограничной области Алашани растительность песков характеризуется как весьма неприглядная, пески как барханные, так и бугристые кажутся немыми, безжизненными, с единичными деревцами саксаула или кустарниками иных растений.

Растительность Ордоса и Алашани чрезвычайно близка по флористическому составу к растительности пустыни Гоби, хотя в них проникают и некоторые более южные элементы. Н. М. Пржевальский при рассматривании типов пустынь Центральной Азии объединяет Ордос и Алашань с собственно пустыней Гоби, а Джунгарию и Кашгарию каждую порознь относит к самостоятельным типам, что, как увидим далее, вполне согла-

суется и с ботаническими данными. В ландшафтах Алашани и Ордоса господствуют пески. Алашань, по впечатлениям этого путешественника, — «необозримая волнистая равнина, безводная и покрытая сыпучими песками, протяжением верст на 900 от W на O и на 300 с N на S, т. е. 270 000 кв. верст». Эти пески, по Н. М. Пржевальскому, часто перемежаются с солеными озерами. Оазисы в песках отсутствуют, растительность их крайне бедная, встречается несколько видов кустарников, как саксаул (*Haloxylon ammodendron* Bge.), и несколько десятков видов трав, среди которых



Рис. 7. Гоби. Баглуровая пустыня к югу от хребта Хурхэй. По лощине кусты *Amygdalus mongolica* Max., *Tanacetum achilleoides* Turcz., *Asterothamnus* sp. (по А. А. Юнатову).

растет сульхур — *Agriophyllum gobicum* Bge. (сем. *Chenopodiaceae*), дающий съедобные семена. На глинистых площадках чаще всего встречаются: *Nitraria sibirica* Pall., *Caragana pygmaea* DC., *Kalidium gracile* Fenzl, *Artemisia campestris* L., дзара, т. е. *Convolvulus tragacanthoides* Turcz., *C. Ammani* Desv., *Inula ammophila* Bge., *Sophora flavescens* Ait., *Peganum nigellastrum* Bge., виды астрагалов, *Haplophyllum dauricum* (L.) G. Don., *Sophora flavescens* Ait., *Tournefortia sibirica* L., *Olgaea leucophylla* Iljin, *Calligonum mongolicum* Max., растущие крайне разбросанно. Горы левого края долины Хуанхэ также с бедным растительным покровом. Южный Алашань — это пески Тынгери, представляющие собой барханы до 30 м высоты с глинистыми площадками, на которых можно заметить несколько кустиков тростника, чернобыльника, нитрарии, еще реже невысокое деревцо из сем. бобовых — пиптантус (*Piptanthus mongolicus* Max., рис. 10), поташник (*Kalidium gracile* Fenzl) и парнолистник (*Zygophyllum xanthoxylon* Max.). Кряжи глинистых холмов безводны и также пустынны.

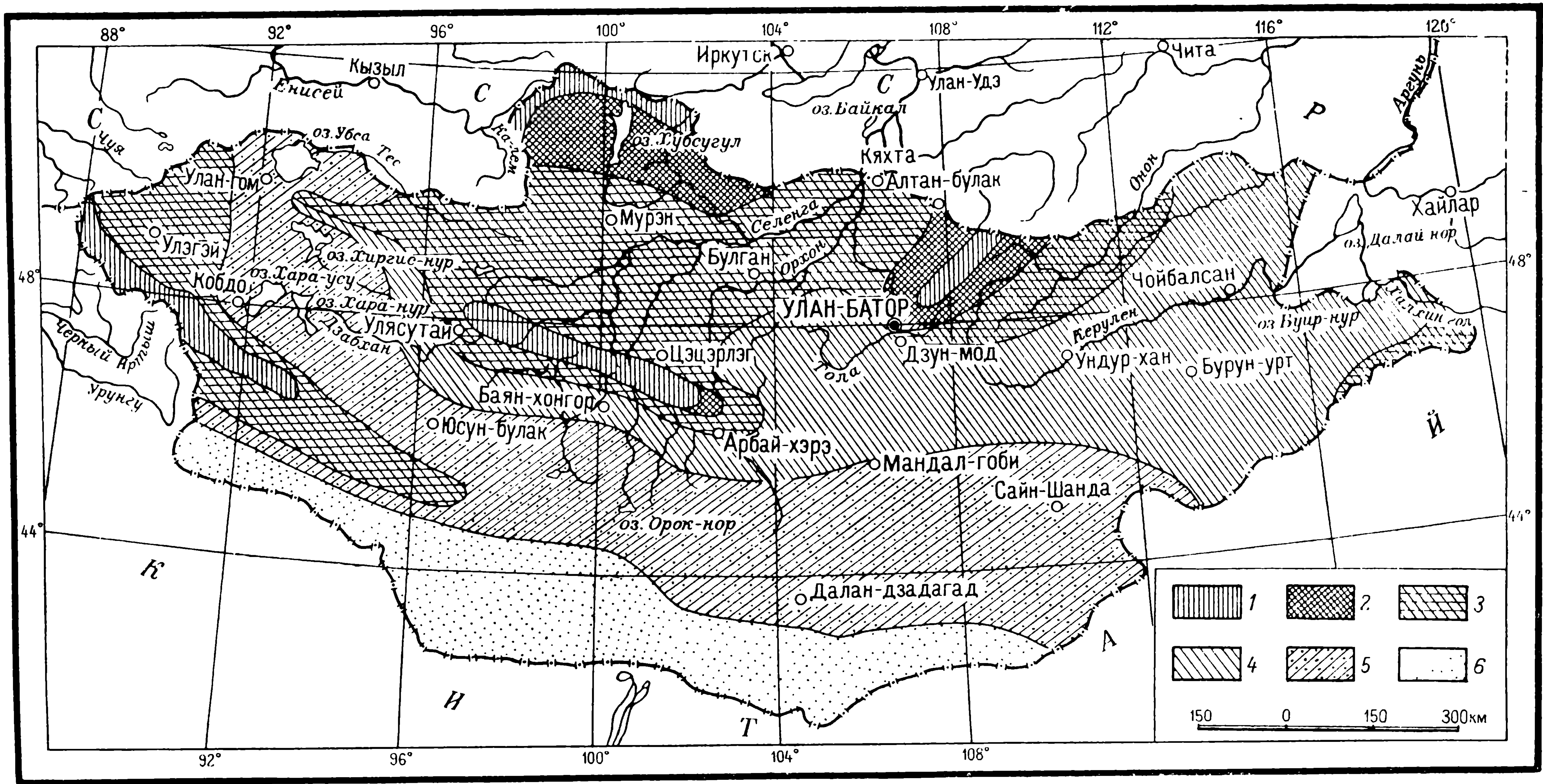


Рис. 8. Схематическая карта зон и поясов Монгольской Народной Республики (по А. А. Юнатову).

1 — высокогорный пояс; *2* — горнотаежный пояс; *3* — зона горных степей и леса; *4* — зона степей; *5* — зона пустынных степей; *6* — зона пустынь.



Рис. 9. Южно-Гобийский аймак, урочище Борцзон-Гоби. Заросли саксаула (*Haloxylon ammodendron* Bge.) на песках равнины между горами Халузан-ула и Дубнинг-ула (по А. В. Калининой).



Рис. 10. *Piptanthus mongolicus* Max. в сайровых местообитаниях по южной окраине Борцзон-Гоби (по А. В. Калининой).

Мало отличаются от Алашани по характеру ландшафта и бедности флоры и пустыни Ордоса. Здесь также распространены большие песчаные массивы, достигающие в ширину 15—80 км. Они обычно расположены в межгорных долинах. Растительность их весьма скудная, но ближе к краю озер они покрыты довольно разнообразной растительностью, с большими зарослями *Hedysarum laeve* Max., *Calligonum* sp., *Pugionium cornutum* Gaertn. и др. Километрах в 300 от г. Бауту, по Н. М. Пржевальскому, долина р. Хуанхэ делается совершенно бесплодной, с низким хармыком (селитрянкой), *Zygophyllum xanthoxylon* Max. и бобовым *Piptanthus mongolicus* Max. По окраинам долины тянутся бесплодные пологие холмы, переходящие в высокий и скалистый хребет. Восточная часть Ордоса, по Г. Н. Потанину, безжизненная пустыня. Как пишет этот автор, Ордос может быть назван областью «орошенных барханов». Между барханами почва покрыта *Aster altaicus* Willd., *Echinopsilon divaricatum* Kar. et Kir. или мордовником Гмелина (*Echinops Gmelini* Ldb.) и видами полыней. Зеленый фон этим зарослям придает марь — *Chenopodium acuminatum* Willd. и особенно злаки. Здесь же зарегистрированы *Caryopteris mongolica* Bge., *Dracocephalum moldavica* L., *Panzeria lanata* (L.) Bge., хвойник, *Incarvillea sinensis* Lam., *Astragalus melilotoides* Pall., на подвижных барханах в первой стадии их зарастания — *Agriophyllum gobicum* Bge., *Pugionium cornutum* Gaertn. и даже тростник, во второй стадии зарастания появляются *Artemisia campestris* L. (s. l.), затем *Juniperus chinensis* L. Кроме того, на барханах растут: *Clematis fruticosa* Turcz., *Olgaea leucophylla (Turcz.)* Iljin (рис. 11), *Echinops Turczaninovi Ldb., Lactuca versicolor Schulz* Bip., *Inula ammophila* Bge., *Saussurea japonica* DC., *Cynanchum pubescens* Bge., *C. sibiricum* Willd., *C. mongolicum* Hemsl., *Periploca saepium* Bge., *Veronica paniculata* L., *Chenopodium aristatum* L., *Atraphaxis bracteata* A. Los., *Cotyledon fimbriatus Turcz., Hedysarum fruticosum mongolicum* Turcz., обильно покрытый лиловыми цветками. Совершенно свободны от песков только возвышенности, на них растет только чаган-талан-турю — *Stellera chamaejasme* L., но, в общем, местность бесплодна. Из всех этих описаний Алашани и Ордоса, чрезвычайно близких между собой по растительности, видно, что состав флоры весьма однообразен и представлен большинством видов, общих с флорой пустыни Гоби. Но, как мы указывали, здесь начинают внедряться среди обычных и характерных для пустынь Центральной Азии более южные виды, как *Pugionium cornutum* Gaertn., *P. dolabratum* Max., *Incarvillea sinensis* Lam. и некоторые другие.

Цайдам — это последний форпост на юге центральноазиатских пустынь, в котором уже чувствуется влияние муссонов, несущих влагу с востока; однако с юга они задерживаются хр. Куэнь-Лунь. За этим хребтом поднимается Тибетское нагорье, для которого характерен более влажный климат и иная флора. К. И. Максимович (1889б) так описывает характер этой страны: «Северная часть Цайдама гориста и холмиста с бесплодною и глинистою или хрящеватою солонцеватою почвою, которая к востоку переходит в сыпучие пески, а у подошвы хребтов в болота, и там, где почва суха, напоминает худшие места гобийской пустыни. Южный Цайдам ныне образует обширный и ровный солончак, изобилующий болотами, озерками и речками, а на сухих местах покрытый корою соли в дюйм и более толщины» (стр. III). По своей флоре Цайдам имеет много общего с флорой Гоби, как это подчеркивает и К. И. Максимович: «В Цайдаме флора напоминает пограничную Монголию, а в альпийском поясе — среднеазиатские хребты, и чем суше местность, тем яснее выражено сходство» (стр. XII). По этому автору, обработавшему центрально-

азиатские коллекции Н. М. Пржевальского и Г. Н. Потанина, флора Цайдама весьма бедная, хотя и довольно хорошо развита. «На покрытой солончаками равнине, между многочисленными озерками, ключами и болотами, большие площади заняты камышами, речки окаймлены кустарниками *Myricaria germanica* Desv., *Nitraria, Lycium turcomanicum* F. et M. По солончакам встречаются *Kalidium gracile* Fenzl, *Salsola kali* L., s. l. (очевидно, близкий вид из этой серии, вероятно *S. zaidamica* Iljin — *М. И.), Halogeton, Salsola mollis,* где суше растут: *Nitraria Schoberi* L., в сажень ростом, *Eurotia ceratoides* (L.) С. А. М., *Atraphaxis lanceolata* Meissn., *Reaumuria songorica* Max., *R. trigyna* Max. По барханам сыпучих песков: саксаул *Haloxylon ammodendron* Bge., *Hedysarum arbuscula* Max., *Psamma villosa (Ammophila), Apocynum venetum* L., s. l. (несомненно иной вид, — *М. И.*), *Tamarix Pallasii* Desv., *T. laxa* Willd., *Artemisia campestris L.* Степные плоскогория около Кукунорского хребта и верхней Хуанхэ или болотисты с солончаками и весьма бедны растительностью (*Nitraria, Kalidium, Polygonum Laxmanni* Lepech., *Orchis salina* Turcz., *Iris ensata* Thunb., *Pedicularis cheilanthifolia* Schrenk, *Primula sibirica Jacq.*), или покрыты злаками (*Lasiagrostis splendens* Kunt., *Stipa orientalis* Trin.) и травами (*Calimeris altaica* Nees., *Thalictrum petaloideum* L., *Oxytropis aciphylla Ldb.*), к которым примешиваются немногие тибетские виды» (Максимович, l. с., стр. XIV). Н. М. Пржевальский, на основании дневников которого К. И. Максимович составил приведенное выше описание Цайдама, дает ту же картину бесплодных глинистых и щебнистых пустынь, склонов гор, обширных солончаков, местами песчаных пространств. По его описанию, Цайдам представляет пустынную равнину, напоминающую Алашань. На глинисто-соленой почве растут только селитрянка, чий и *Kalidium gracile* Fenzl. С выходом из отрогов южного Кукунорского хребта раскинулись равнины Цайдама, представляющие собой почти сплошное соленое болото. У гор лежит неширокая полоса волнистой равнины с глинистой и хрящеватой почвой, а местами залегают сыпучие пески с саксаулом (*Haloxylon ammodendron* Bge.). Глинистые площади



Рис. 11. *Olgaea leucophylla* (Turcz.) Iljin.

беплодны, с кустами селитрянки и тамариска. Южная часть Цайдама, по Н. М. Пржевальскому, представляет равнину с массой ключевых болот и солончаков; северная — более гористая, частью же бесплодная глинистая, солончаковая или галечная равнина, занятая пустыней, в которой растительность встречается в заметном количестве главным образом на солончаках, где растут *Kalidium gracile* Fenzl, *Sympegma Regelii* Bge., *Salsola kali* L. (несомненно иной вид этой серии, очевидно *S. zaidamica* Iljin, — *М. И.*), другие виды родов *Salsola, Halogeton* sp., затем *Echinopsilon divaricatum* Kar. et Kir., терескен, *Artemisia campestris* L. (s. l.) и другие полыни, *Atraphaxis lanceolata* Meisn., *Reaumuria songorica* Max., *Pyrethrum* sp., кое-где *Reaumuria trigyna* Max., *Oxytropis aciphylla* Ldb. Между местностью, прилегающей к озерам и болотам, и р. Орегын-Гол расположена глинистая, покрытая липкой галькой равнина и совершенно бесплодные горы. Восточный Цайдам представлен глинистыми засоленными пустынями или галечниками, солончаками или довольно обширными площадями барханов с саксаулом. В южной его половине на высоте 2800 м над ур. м. простирается идеальная равнина с обширными солончаками, покрытыми твердой, как камень, соленой корой, реже попадаются барханы, еще реже ключевые болота. Западная окраина Цайдама ограничена с запада хр. Чементаг (юго-восточный отрог Алтынтага). Склоны его бесплодны, лишены ключей и ручьев. Они круты и богаты осыпями. У их подошвы произрастают невзрачные кусты хвощевника, полыни, терескена, реомюрии и поташника, кое-где *Clematis tangutica* Korsh., кермеки, мелкие злаки и сложноцветные. Общий характер Цайдамского хребта, как пишет Н. М. Пржевальский, производит впечатление бесплодия и безводия.

Перейдем теперь к самой западной окраине центральноазиатских пустынь — Кашгарии, или Восточному Туркестану, который посещался неоднократно различными путешественниками, но особенно русскими. Пустыни Кашгарии по своей безжизненности и необычайной скудости флористического комплекса не уступают южной цепи центральноазиатских пустынь, только что рассмотренных. Кашгария представляет особенный интерес, так как она граничит непосредственно с богатой флористически Средней Азией, хотя и отделяется от нее высоким Памирским нагорьем, кладущим предел распространению многих видов, свойственных ее пустынным очагам. Наоборот, на востоке Кашгарские ворота широко открыты в пустыни Центральной Азии. Центральная часть этой страны занята известной безжизненной песчаной пустыней Такла-Макан. Ближе к горам развита песчано-щебнистая пустыня, а между ними полоса тугайно-солончаковой растительности. По М. Г. Попову (1931), Кашгария есть, по существу, лишь часть пустынной Монголии, гобийского района последней, разницу между пустынными частями Кашгарии и Внутренней Монголии удается уловить с большой натяжкой. «Трудно представить себе определенную границу между пустынной Кашгарией и Гоби, поскольку растительность здесь необычайно скудна и на огромных пространствах совсем отсутствует... Кашгария, по существу, представляет лишь западную часть Монгольской пустыни, „отросток" Гоби» (стр. 49). Песчаная пустыня Такла-Макан, по М. Г. Попову, безводна, почти непроходима, лишена всякой растительности, а вместе с тем человеческой и животной жизни. «Любопытнейшей чертой этой мертвой пустыни, по сравнению с туркестанскими песчаными пустынями, является полное отсутствие псаммофитов, столь обильных и характерных в Средней Азии. На сотню верст тянутся голые дюны, желтые и сыпучие, лишенные всякой травы. Здесь нет ни песчаных солянок вроде саксаула, *Salsola Richteri* Kar.,

ни *Calligonum,* ни бобовых вроде *Ammodendron, Astragalus, Eremosparton,* нет даже *Aristida pennata* Trin. — пионера песчаных пустынь Средней Азии, способного расти в самых сухих и голых песках. Лишь кое-где, и то уже в подгорной полосе, можно увидеть на песке укрепленных дюн *Agriophyllum gobicum* Bge. или *Corispermum* — единственные псаммофиты, которые мне пришлось наблюдать в Кашгарии» (стр. 50—51). Однако Свен Гедин, пересекший несколько раз пустыню Такла-Макан, хотя и относит ее к труднейшей для переходов, но, пройдя поперек этих песков вдоль р. Хотан-Дарья и Керья-Дарья, по Черчен-Дарье и по массивам песков между Яркенд-Дарьей и Хотан-Дарьей, не считает ее совсем безводной, а тем более совсем лишенной растительности, которая ему попадалась в песках в течение каждого дня. Во-первых, по долинам указанных рек были труднопроходимые тополевые леса, заросли тростника, тамарисков. Последние всегда попадались время от времени в понижениях между барханами, так же как и одиночные группы или экземпляры тополей, а сухостойные (мертвый лес) — часто. Животная жизнь была представлена в самом центре песков Такла-Макан стадами диких верблюдов, встречались волки, лисицы, пантеры, изредка тигры, кабаны (по пойменным лесам пустыни). По пойменным лесам обитали на известном расстоянии отдельные семьи или группы семей местных жителей. На пути следования Свен Гедину попадались часто мертвые города в виде развалин, засыпанные песками свыше тысячи лет тому назад. По М. Г. Попову, в поясе каменистых или песчано-щебнистых пустынь, развитых в подгорной полосе всей Кашгарии, растительность представлена очень скудной флорой, состоящей из немногих видов. Следующие растения наиболее характерны для этого пояса: *Ephedra Przewalskii* Stapf, *Kalidium Roborovskyi* Iljin, *Nitraria Schoberi* L., *N. Roborovskyi* Kom., *Anabasis aphylla* L. f., *Iljinia Regelii* Eug. Kor. и далее к востоку, у подножия восточного Тянь-Шаня: *Haloxylon ammodendron* Bge., *Nitraria sphaerocarpa* Max., *Halogeton glomeratus* (M. B.) C. A.M., *Echinopsilon divaricatum* Kar. et Kir. (стр. 52). Вдоль гор расстилается гипсоносная солянковая гаммада. Здесь произрастают: *Nitraria sphaerocarpa* Max., *Echinopsilon divaricatum* Bge., *Anabasis aphylla* L. f., *Ephedra Przewalskii* Stapf, *Halogeton glomeratus* (M. B.) C. A. M., *Artemisia maritima* L. (s. l.), *Rhinactina alyssoides* (Turcz.) Nov., *Iljinia Regelii* Eug. Kor., *Sympegma Regelii* Bge., *Halolachne songorica* Ehrh., *Kalidium Schrenkianum* Bge., *Zygophyllum xanthoxylon* Max., *Artemisia arenaria* DC. (s. l.), *Salsola kali* L. (s. l.) (стр. 54). Растительность горных склонов восточной окраины Памира «ютится лишь по дюнам ущелий, самые же склоны гор кажутся голыми, безжизненными, и лишь тщательное изучение обнаруживает на них некоторую, очень бедную флору, в которой большую роль играют солянки» (стр. 54). Здесь можно обнаружить реликтовые виды вроде *Gymnocarpum Przewalskii* Max., *Calamagrostis pappophorea* Hack., *Zygophyllum Przewalskii* M. Pop., *Statice Roborovskyi* Ik.-Gal., *S. chrysocephala* Rgl. Древесная и кустарниковая растительность почти незаметна. По сухим склонам, кроме того, часто встречаются *Ephedra Przewalskii* Stapf, *E. intermedia* Schrenk et C. A. M., *Zygophyllum xanthoxylon* Max., *Sympegma Regelii* Bge., *Iljinia Regelii* Eug. Kor., *Stipa caucasica* Schmalh., иногда встречается чий. М. Г. Попов считает, что «по скудости флоры Кашгарию можно поставить в параллель лишь с Сахарой» (стр. 60).

Турфанская впадина, примыкающая к Кашгарии с севера, флористически принадлежит еще последней. По М. Г. Попову, эта впадина, как и окружающие ее низкие горки, почти лишена растительности. Их скудней-

шая флора едва состоит из двух десятков видов (стр. 49). Следует отметить, что в Кашгарии, как и в пустынях Центральной Азии вообще, эфемеры почти отсутствуют.

Кашгарию посещали многие путешественники, как русские (Ф. Р. Остен-Сакен, Н. М. Пржевальский, Б. Л. Громчевский, П. К. Козлов, В. М. Певцов, В. И. Роборовский, Ф. Н. Алексеев, О. Э. Кнорринг-Неуструева и С. С. Неуструев и др.), так и иностранцы (Г. Гендерсон, Г. Дизи, Дела Косте, Пеллио, Эйлтон и др.). Все они высказывают несколько отличные суждения о характере растительности, большей частью отмечая ее скудость. Вкратце я остановлюсь на поездке в 1913 г. в Кашгарию О. Э. Кнорринг и С. С. Неуструева. Эта поездка была описана в работе Б. А. Федченко и О. Э. Кнорринг (1936), которые без всякой фантазии нарисовали характер растительного покрова, как он представляется в действительности, т. е. сравнительно богатый ковер растений в альпийской области, на склонах гор, по сплошь задернованным сазам, даже с горными ельниками, а с другой стороны — бесплодные галечные и глинисто-солончаковые пустыни. Растительность представлена в виде пестрого комплекса — чередования бесплодных равнинных пустынь и скалистых гор с островами лесов и зелеными коврами лугов и сазов соответственно условиям среды. Авторы отмечают почти повсюду культурные поля зерновых и плодовые сады.

Наконец, Джунгария — последняя пустынная территория, нами еще не рассмотренная, по существу к центральноазиатским пустыням не относится. Формирование ее флоры шло обособленно от тех этапов, которые переживала растительность Центральной Азии, и, наоборот, это развитие шло в общем эволюционном потоке совместно с флорой Средней Азии, как об этом свидетельствует сам современный состав последней. По сравнению с лежащей к югу от нее Кашгарией она флористически значительно богаче, переход из Джунгарии в Кашгарию отмечается резко бросающейся в глаза сменой относительного флористического богатства на необычайную скудость. М. Г. Попов, посетивший Джунгарию в том же году, как и Кашгарию, отмечает, что «растительные сообщества и флоры здесь... вполне туркестанского типа» (стр. 56). Он выделяет в ней три основных типа растительности, причем наиболее распространенным является щебнисто-гипсоносная гаммада, но уже отличная от кашгарской, затем здесь появляется тип гипсовой пустыни на глинистой почве и, наконец, полынно-эфемеровая пустыня на лёссовидных отложениях, причем состав флоры этих пустынь включает много общих черт с соответствующими растительными формациями Средней Азии, особенно Прибалхашья.

М. Г. Попов указывает, что «по геоботаническим и флористическим признакам она неразрывно связана с нашим Джеты-су (Средняя Азия, — *М. И.*) и по существу неотделима от него, тогда как Кашгария представляет лишь часть Монголии и значительно отличается от Deserta meridionalis Средней Азии» (стр. 59). Если флора Кашгарии, по этому автору, состоит приблизительно из 500 видов, несмотря на большую протяженность этой территории, то во флоре Джунгарии можно насчитать 1500—2000 видов. Основываясь на этом, мы при решении вопросов происхождения и путей развития пустынных азиатских флор выключаем Джунгарию из нашего обсуждения. Формирование ее флоры необходимо рассматривать в свете общего хода эволюции пустынных флор Средней Азии и ее северных пустынь, в частности.

III

При характеристике различных основных областей пустынных территорий Центральной Азии в ботанико-географическом и отчасти флористическом отношении были специально использованы большей частью подлинные описания путешественников и исследователей, что должно освободить автора этой статьи от известной и часто неизбежной пристрастности при изложении своей идеи. Все эти описания исключительно красноречиво подчеркивают, во-первых, весьма большую бедность флористического состава и его значительное однообразие на всей рассмотренной территории пустынь Центральной Азии, во-вторых, скудость растительного покрова, часто отсутствие его на больших пространствах, его неустойчивость в смысле видового состава. Сейчас на очередь ставится перед нами проведение флористического анализа, который должен вскрыть глубину эндемизма, его реликтовый характер и прогрессивные черты формообразовательных процессов. Этот анализ наряду с палеоботаническими свидетельствами является главным критерием в выяснении происхождения и древности флоры, в данном случае аридной центральноазиатской, а также последовательных путей в смене аридных флор и формировании современной пустынной.

Мы выше уже указывали, что во флорах всех древних пустынных территорий земли необходимо отличать, с одной стороны, наиболее анцестральные семейства, общие почти всем этим пустыням, образование и развитие которых шло независимо от лесных флор и может быть отнесено к первым этапам формирования флоры покрытосеменных, с другой — местные ксерофитные эндемичные семейства, подсемейства и роды, пути эволюции которых являются обычно более поздними и могут быть более разнообразными по связям с лесными и горными. К числу первых семейств, несомненно одному из древнейших, лежащих филогенетически где-то в основе системы покрытосеменных растений, должно быть причислено литорально-пустынное сем. *Chenopodiaceae*. Это семейство, как упоминалось нами ранее, в обширных пустынях всех материков проявляет себя высоким эндемизмом подсемейственного или родового характера. С этой точки зрения мы должны подойти и к пустынным флорам Центральной Азии. Как известно, сем. *Chenopodiaceae* подразделяется на 2 основных подсемейства: *Cyclolobeae* и *Spirolobeae*. Первое — с кольцевым или подковообразным зародышем, является более древним и населяет все пустыни Земли. Только это подсемейство свойственно Америке и Австралии. Америка и Австралия — это очаги атриплексовых флор, а Австралия, кроме того, наиболее богатый очаг кохиевых флор. Представители *Cyclolobeae* богаты видовым и родовым эндемизмом в Африке, но особенно в Азии. Второе — подсем. *Spirolobeae*, исключая род *Suaeda*, образует трибы и многочисленные роды только на двух последних материках, причем триба *Anabasinae* приурочена исключительно к так называемой Древнесредиземноморской флористической области. Пустыни Средней Азии проявляют исключительный эндемизм как реликтового, так и прогрессивного характера в обоих подсемействах, но особенно рельефно он выступает в последнем, более прогрессивном, подсем. *Spirolobeae*. Если для северной Африки вместе с полупустынями Пиренейского полуострова из первого подсемейства (*Cyclolobeae*) можно назвать такие эндемичные роды, как *Chenolea, Microcnemum, Oreobliton*, то для пустынь востока этой области и главным образом для Средней Азии можно указать роды: *Spinacia, Panderia, Kirilowia, Londesia, Agriophyllum, Anthochlamys, Halo-*

stachys. Для второго подсемейства (*Spirolobeae*), филогенетически более молодого, этот эндемизм подчеркивается явно выраженнее. В пустынях сахарских очагов флоры выступают на сцену следующие эндемичные роды: *Traganum, Nucularia, Fredolia, Agathophora, Tragonopsis,* а в пустынях Средней и Передней Азии эндемизм проявляется еще более мощно: *Alexandra, Borsczowia, Bienertia, Horaninovia, Aellenia, Haloxylon, Ofaiston, Noaea, Girgensohnia, Rhaphidophyton, Nanophyton, Petrosimonia, Halocharis, Halimocnemis, Piptoptera, Halanthium, Gamanthus, Halarchon, Iljinia, Sympegma Arthrophytum* и др. Наиболее крупные роды из *Spirolobeae,* как *Salsola, Anabasis, Cornulaca, Hammada,* являются общими для пустынных очагов флоры северной Африки, Передней и Средней Азии.

Теперь рассмотрим, как ведет себя маревая флора пустынь Центральной Азии на фоне только что вскрытого эндемизма африканских, передне- и среднеазиатских пустынных флор. Оказывается, что ни Монголия, ни другие центральноазиатские пустыни не обладают ни одним эндемичным родом из сем. *Chenopodiaceae.* Правда, для притибетских Гималаев известен монотипный род *Microgynoecium,* в последнее время найденный и в горах Тянь-Шаня в пределах СССР, но это род не пустынный. Отсутствие родовых эндемов из этого семейства в рассматриваемой части Азии, в то время как Туран, Иран и все пустынные области Передней Азии и Африки буквально насыщены ими как в форме реликтово, так и прогрессивно выраженной, есть факт большого исторического значения, который мы постараемся впоследствии расшифровать. Но все же для того, чтобы понять пути и этапы развития представителей этого семейства в пределах пустынь Центральной Азии, необходимо проделать более детальный анализ произрастающих там родов сем. *Chenopodiaceae* в аспекте общего их развития и распространения.

Начнем с тех родов, которые в пустыне Гоби и других пустынях этой части Азии составляют характерные и широкораспространенные элементы ее аридной флоры. Сюда прежде всего принадлежит саксаул *Haloxylon ammodendron* Bge. Всюду в Гоби, Кашгарии, Джунгарии, Цайдаме, Алашани, Ордосе, где только развиты щебнисто-каменистые почвы и в меньшей степени отакыренные днища низин и пески, способные создавать условия для произрастания растений, он украшает эти почти безжизненные пространства. Это единственный вид данного рода, известный из рассматриваемой территории. Кроме того, его ареал заходит и в Среднюю Азию, в Прибалхашье и доходит, очевидно, до Усть-Урта. Впрочем, более точно западная его граница еще не установлена. Из других видов саксаулов наиболее известны: черный — *H. aphyllum* (Minkw.) Iljin и белый — *H. persicum* Bge., составляющие характерные ландшафты саксаульников в Средней и Передней Азии, особенно на песках, причем белый саксаул достигает пустынь центральной Аравии и, кроме того, немного заходит своим ареалом в западную часть Джунгарии.

В Иране, Афганистане, Аравии и северной Африке вплоть до Алжирской Сахары встречаются *H. salicornicum* (Moq.), Boiss., *H. Schmittianum* Pomel и *H. Schweinfurthii* Asch. В Средней Азии произрастают, следовательно, из этого рода 3 вида. Ближайшими филогенетически родами к саксаулу являются род *Arthrophytum* Schrenk, характерный для северных пустынь Казахстана и Средней Азии, род *Hammada* Iljin, протянувшийся от Испании и Марокко до Туркмении, Таджикистана и Индии, и род *Seidlitzia* Bge., растянувшийся своим ареалом от Канарских островов, Испании и Марокко через всю Африку, Аравию и Переднюю Азию до

Туркмении и северо-западной Индии. Принимая все это во внимание, мы не можем признать за *Haloxylon ammodendron* Bge. автохтонности его происхождения на территории пустынь Центральной Азии, поскольку сам род связан в своем формировании с передне- и среднеазиатскими пустынными областями, в очаге средоточия филогенетически близких родов. Обсуждаемый вид саксаула генетически может быть сопоставлен с черным саксаулом, весьма сходным с ним морфологически, и должен быть

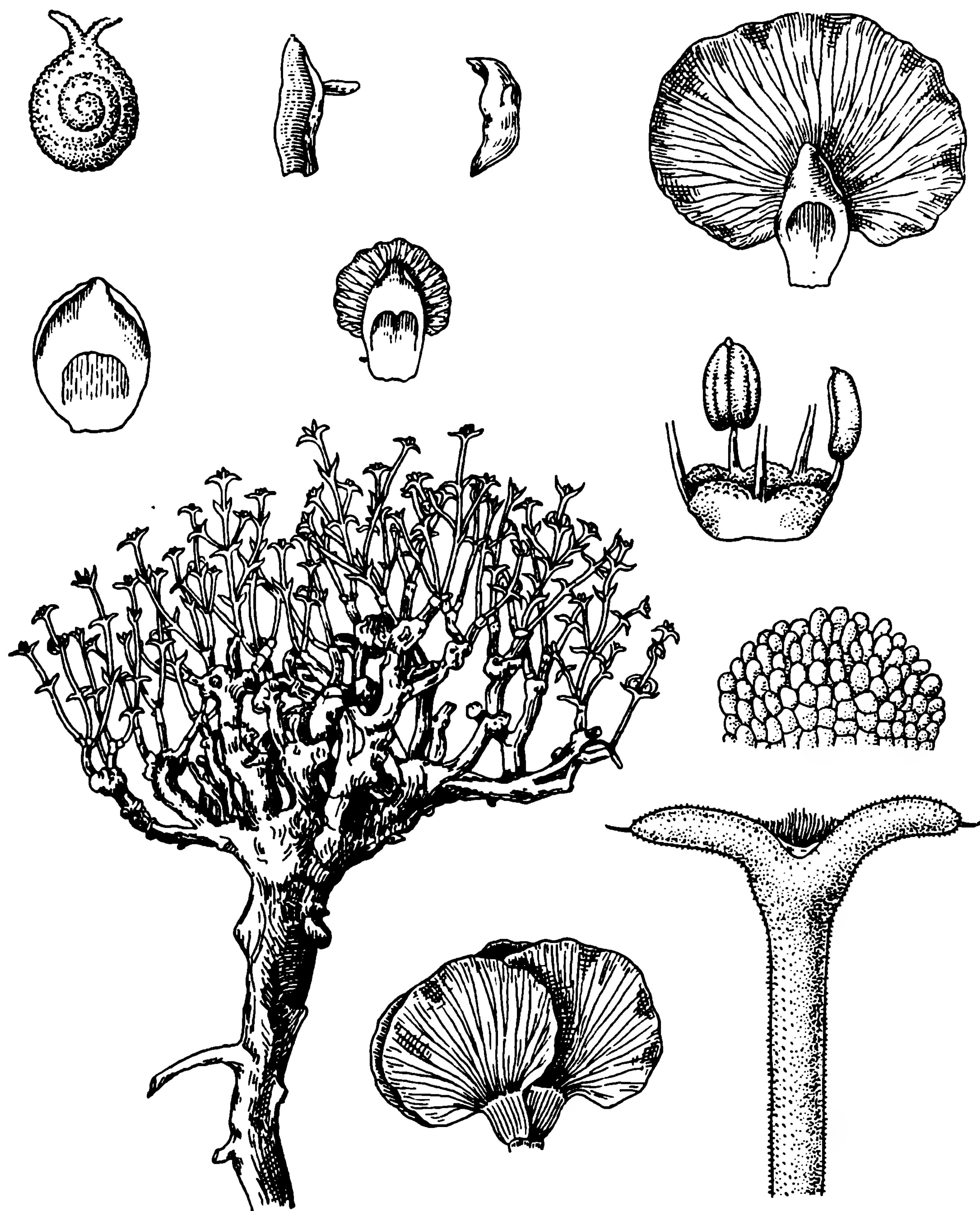


Рис. 12. *Anabasis brevifolia* C. A. M.

рассматриваем в аспекте дальнейшего биоморфогенеза черного саксаула при формировании центрально-азиатских пустынь и соответствующих местообитаний востока средне-азиатских.

Второй вид сем. *Chenopodiaceae,* который чрезвычайно характерен для пустынь Центральной Азии, а именно для щебнисто-галечных, занимающих здесь особенно большие территории, принадлежит к роду *Anabasis* — это *A. brevifolia* C. A. M. (рис. 12). Ареал его в пределах интересующей нас азиатской территории несколько сходен с ареалом *Haloxylon ammodendron* Bge., хотя экологически эти виды разъединены. Это единственный широко распространенный вид рода в этой части Азии. Его можно наблюдать в Гоби, Кашгарии, Джунгарии, Цайдаме, Ордосе, Алашани, Тибете и даже Ганьсу, а также в пределах СССР, именно в Чуйском Алтае, Зайсане и в районе Джунгарского Алатау. На всем этом

большом протяжении он морфологически однообразен и только в пределах Алашани и Ганьсу наряду с типичной формой на песчаных местообитаниях появляется особая раса — subsp. *arenicola* Iljin, отличающаяся более толстыми и вытянутыми междоузлиями, резко остроконечными листьями и расставленными в соцветии цветками. Все остальные виды рода *Anabasis*, встречающиеся в Центральной Азии, сосредоточены или в Джунгарии, флора которой собственно, как это нами указывалось ранее и доказано М. Г. Поповым, не относится к центральноазиатским пустынным флорам, или в Кашгарии. Сюда прежде всего следует отнести *A. affinis* F. et M., филогенетически ближайший вид к *A. brevifolia* C. A. M. и к *A. Pellioti* P. Danguy. Первый из этих видов произрастает в пределах СССР в Зайсане, а именно на Кальджирских горах (Чиганчий) и горах Кара-Бюрок. Отсюда он заходит в Джунгарию, самую западную часть Монголии и на юг северной Кашгарии. В Монголии самым восточным и северным пунктом его распространения является Хобдо. В Кашгарии он растет по пустынным предгорьям Тянь-Шаня, причем наиболее южным известным пунктом его произрастания является южная окраина Хамийской пустыни. Второй вид — *A. Pellioti* P. Danguy (рис. 13) до сих пор известен в весьма немногих пунктах как в пустынных предгорьях Средней Азии, именно только в Алайской долине и вблизи нее, так и в Кашгарии в Уч-Турфане и недалеко от г. Кашгара. Оба рассмотренные вида, так же как и *A. brevifolia* C. A. M., относятся к секции *Adenophora* Iljin, в которую, кроме перечисленных видов, входят еще два: *A. Abolinii* Iljin из Центрального Тянь-Шаня, известный только из пределов СССР, и *A. turgaica* Iljin et H. Krasch. из гор Улутау центрального Казахстана. Прежде всего здесь следует отметить дизъюнктивность видовых ареалов этой секции, а затем средоточие их на древнейшем материке Наливкина — Киргизии, древнейшей, еще верхнепалеозойской или начала мезозоя суше, составляющей юго-западную окраину Ангариды, вдававшуюся в море Тетис. Наиболее близкой и возможно филогенетически более древней секцией по отношению к только что рассмотренной является секция *Setifera* Ulbrich, которая содержит 4 вида: *A. setifera* Moq. из пустынь Ирана, *A. lutea* (Del.) Moq.-Tand. из литоралей Египта и Синая и два однолетних вида — *A. annua* Bge., произрастающий в иранских пустынях, и *A. micradena* Iljin — в Каракумах и южных Кзылкумах Средней Азии. Следовательно, филогенетические связи секции *Adenophora* Iljin уводят не на восток — к Центральной Азии, а на запад — в очаги западных пустынь Азии, а само формирование последней секции, ныне переживающей уже стадию угасания, было связано с материком Наливкина, и только единственный вид указанной секции — *A. brevifolia* C. A. M. к периоду образования центральноазиатских пустынь распространил свое обитание далеко на восток, в сердце Азии, выделяясь своим обширным и сравнительно молодым ареалом и показывая ныне некоторую в сравнении с другими видами секции способность к дальнейшей изменчивости.

Из других видов этого рода приведем *A. aphylla* L. f. и *A. elatior* (C. A. M.) Schischk., относящихся к секции *Euanabasis* Bge. Первый вид заходит в Джунгарию только восточной окраиной своего обширнейшего ареала и достигает Хобдоского Алтая, а на юг простирается до северного края Хамийской пустыни. Основной же ареал его протягивается через все полупустыни Казахстана и Средней Азии, юго-востока европейской части СССР, Кавказа вплоть до Турции, сменяясь в Передней Азии особым видом — *A. iranica* Iljin (Иран), а в северной Африке — *A. africana*

Murb, достигающим Атлантического океана, причем ареал его, как это было нами показано (Ильин, 1937), является прерывистым. *A. elatior* (C. A. M.) Schischk. распространен на значительно меньшей площади, главным образом в Прибалхашье и к западу почти до Аральского моря, на восток проникает в Джунгарию до Хобдоского Алтая, и на юг в Кашгарию, т. е. так же, как и предыдущий вид (*A. aphylla* L. f.). Кроме того,

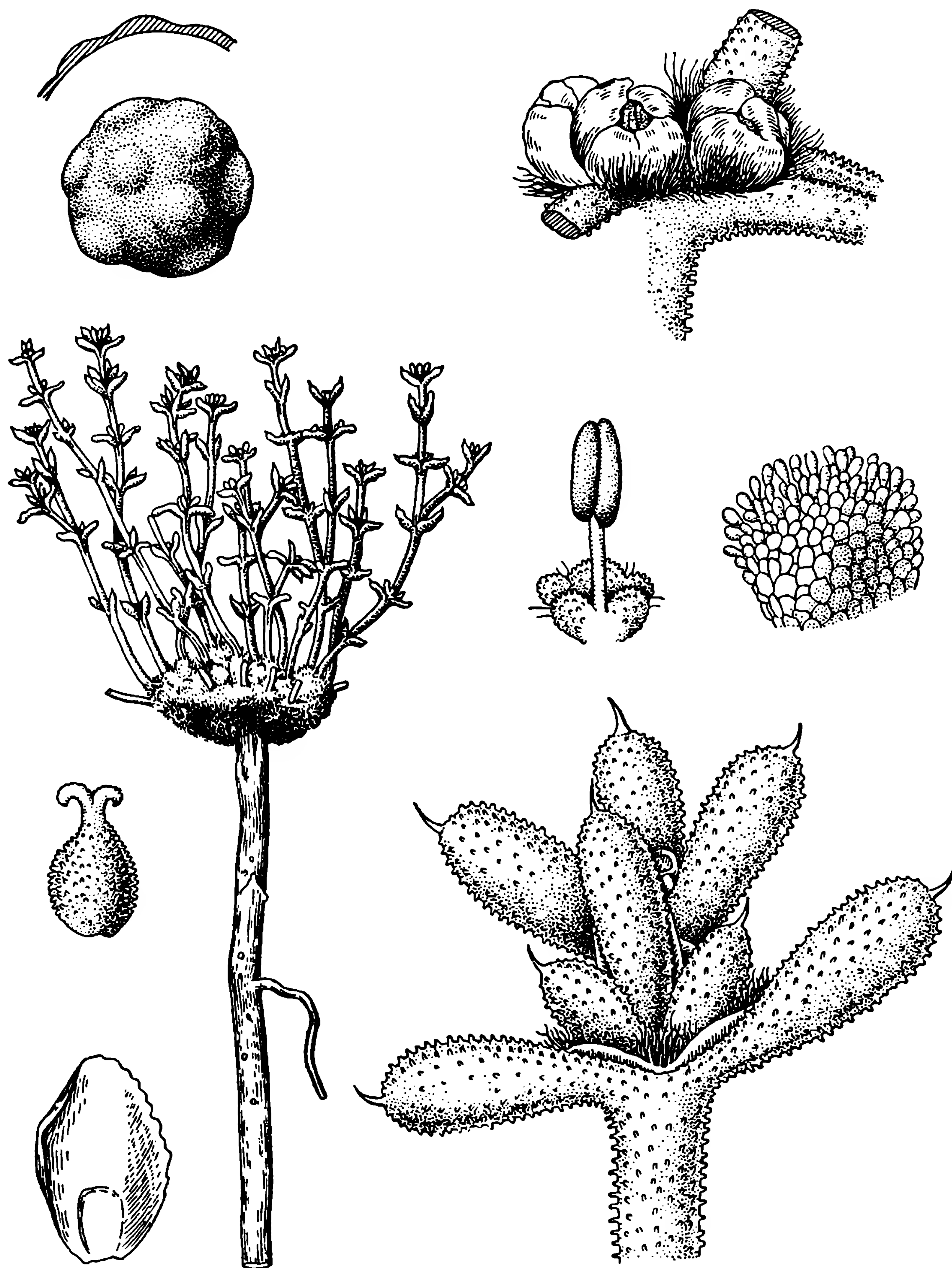


Рис. 13. *Anabasis Pelliotti* P. Danguy.

из ряда *Aphyllae* в Средней Азии встречаются и другие виды — *A. gypsicola* Iljin, *A. Korovini* Iljin, *A. jaxartica* (Bge.) Benth., *A. hispidula* (Bge.) Benth.

Таким образом, виды эти не центральноазиатские. Они, как весь ряд и вся секция, наиболее многочисленная видами в роде *Anabasis*, связаны с более западноазиатскими и африканскими очагами пустынных флор. Наконец, в Центральную Азию заходит в те же западные районы, как и указанные выше виды из других секций, а именно в Джунгарию, Хобдоский Алтай и северную Кашгарию (Уч-Турфан) вид *A. salsa* (C. A. M.) Benth. из секции *Brachylepis* (C. A. M.) Bge. *A. glaucocaulon* M. Pop.,

установленный для Джунгарии М. Г. Поповым, есть одна из рас *A. salsa* (С. А. М.) Benth. Все остальные виды данной секции, как *A. ramosissima* Minkw. и *A. eriopoda* (Schrenk) Benth., — все представители Средней Азии, а *A. salsa* (С. А. М.) Benth., обладающий наиболее обширным ареалом, проходит через все полупустыни и северные пустыни Казахстана и Средней Азии в Нижнее Поволжье и в виде островка ютится еще на Апшеронском полуострове. В пределах Средней Азии в последнем виде можно различать ряд рас.

Таким образом, заканчивая обзор видов рода *Anabasis* во флоре Центральной Азии, мы должны сделать заключение, что только один вид этого рода — *A. brevifolia* С. А. М. можно назвать в основном центральноазиатским аборигеном, причем его формирование, возможно, относится к сравнительно более позднему времени, поскольку он не успел выработать еще серий близких видов на такой большой и климатически не совсем однородной, геоморфологически весьма разнообразной, площади.

В трибе *Camphorosmeae* имеется ряд видов, характерных для Центральной Азии: *Kochia Krylovii* Litw., *K. melanoptera* Bge., *K. macroptera* Iljin и *K. Sieversiana* (Pall.) С. А. М., *Echinopsilon divaricatum* Kar. et Kir. Из полукустарников *K. prostrata* (L.) Schrad. s. l. довольно широко распространена почти во всех пустынных областях Центральной Азии и даже прилежащих частях Китая. Род *Kochia* является одним из древнейших родов сем. *Chenopodiaceae*, известным из пустынь и других аридных областей всех материков Земли (южная и Средняя Европа, северная, а также южная Африка, Северная Америка и особенно Австралия), и насчитывает около 80 видов. В Центральной Азии зарегистрировано из этого числа лишь 9 видов (Ильин, 1932). Все виды однолетние, кроме *K. prostrata* (L.) Shrad. Последний вид простер свой ареал по всей южной Европе и северной Африке. затем Передней и Средней Азии, а также по южной степной Сибири и, наконец, всей Центральной Азии. Это несомненно древний вид, не имеющий никакого ближайшего родства в этой части Азиатского материка. *K. melanoptera* Bge. в пределах Средней Азии распространена в Центральном Тянь-Шане, а в Центральной Азии по щебнисто-галечным и солонцевато-глинистым пустыням встречается часто в Монголии, а также в Цайдаме и Джунгарии. В Цайдаме же появляется очень близкий к предыдущему вид *K. macroptera* Iljin. *K. Krylovii* Litw. (рис. 14) — очень изящное небольшое растение, произрастающее в Чуйской степи Алтая и Монголии вплоть до пустыни Гоби, — вид, довольно близкий к *K. melanoptera* Bge. Из этих трех однолетних видов только *K. macroptera* Iljin можно считать аборигеном Центральной Азии, происхождение которого может быть поставлено в связь с *K. melanoptera* Bge. Что же касается двух остальных, то они являются чуждыми всем центральноазиатским видам рода *Kochia*. Ближе всего они стоят к передне- и среднеазиатским видам *K. stellaris* Moq., *K. Schrenkiana* (Moq.) Iljin, *K. iranica* (Hausskn. et Bornm.) Litw., из которых два последних вида входят в самую западную часть Центральной Азии, а именно *K. Schrenkiana* (Moq.) Iljin отмечена в Кашгарии, а *K. iranica* (Hausskn. et Bornm.) Litw. в Джунгарии и Кашгарии. Следовательно, при решении вопроса о центральноазиатских видах однолетних кохий мы не можем отвлечься от мысли, что древний Киргизский материк Наливкина, где сосредоточены все эти виды и где аридные и именно пустынные условия установились гораздо ранее, был областью развития этой группы видов. *K. laniflora* (S. G. Gmel.) Borb., найденная однажды в западной Монголии (около с. Кабы), — вид не пустынный. Все указанные виды рода *Kochia* относятся к секции *Ptenocar-*

pus, очаги развития которой лежат западнее Центральной Азии. Но, кроме них, в Центральной Азии существуют еще два однолетних вида — *K. scoparia* (L.) Schrad. и *K. Sieversiana* (Pall.) C. A. M., составляющие особую секцию — *Semibassia*, по своему происхождению юго-восточнокитайскую. Первый вид не пустынный, он обходит пустынные территории Центральной Азии с юга и отчасти с востока и по южной дуге проникает в Европу. В области пустынь и степей этой части Азии он сменяется центральноазиатским видом *K. Sieversiana* (Pall.) C. A. M., где произрастает по всей Монголии, Ордосу, Алашани, Кашгарии, Джунгарии, проникая с одной стороны в южную Сибирь, с другой — в Прибалхашье. Близкий к последнему вид *K. albovillosa* Kitag. был описан из Маньчжурии.

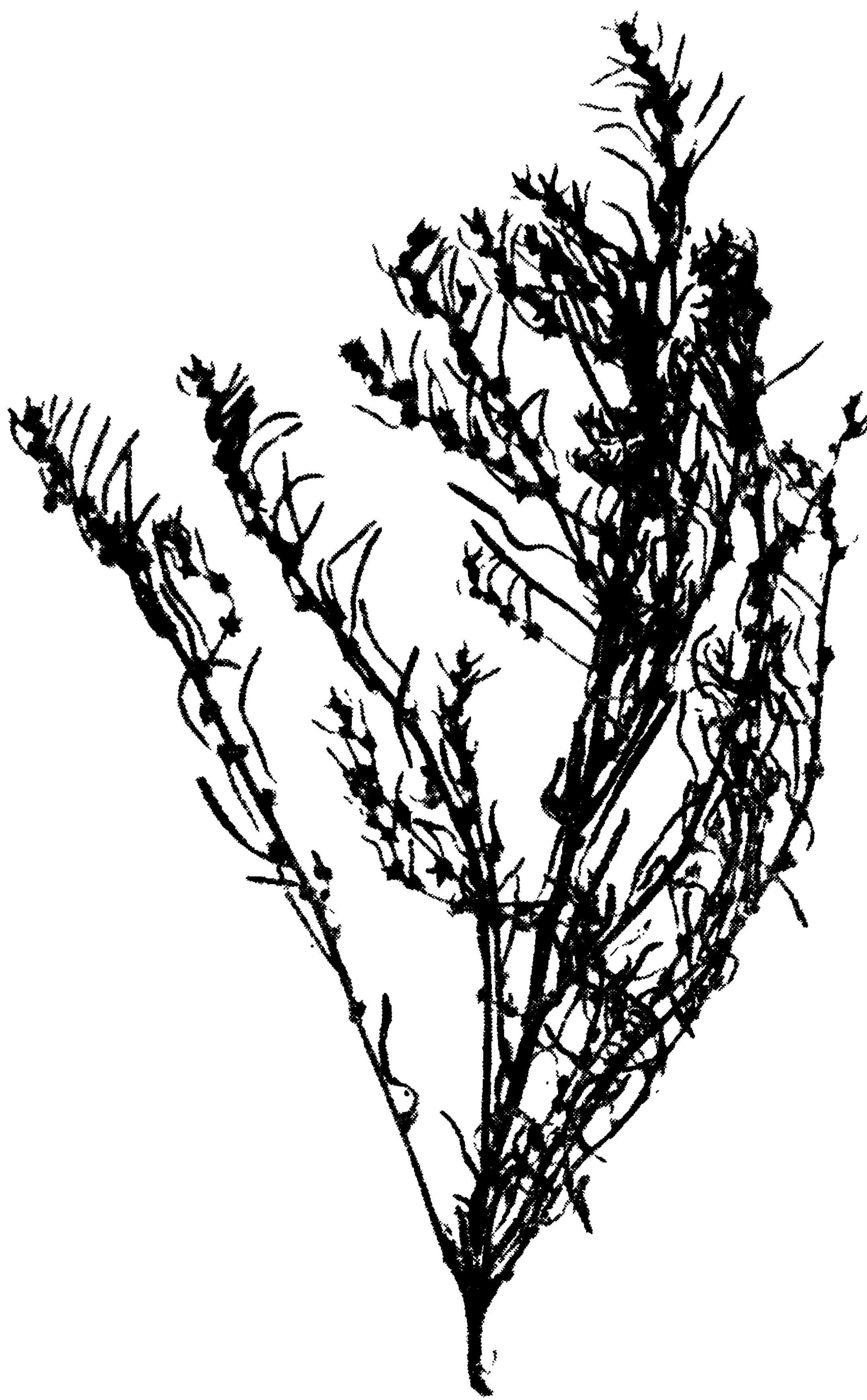


Рис. 14. *Kochia Krylovii* Litw.

Из рода *Echinopsilon* эндемичным для Центральной Азии является только *E. divaricatum* Kar. et Kir. (рис. 15), распространенный по всей Монголии, Ордосу, Алашани, Цайдаму, Кашгарии и Джунгарии, также в Тибете, а в пределах СССР — в Прибалхашье и в Памиро-Алае. Род *Echinopsilon* Moq. известен как древнесредиземноморский, он содержит около 10 видов, причем *E. divaricatum* Kar. et Kir. относится к секции *Sedoides* Ulbr. Кроме только что упомянутого, эта секция имеет еще три вида. Один из них — *E. sedoides* (Pall.) Moq. растет от степей центральной и балканской Европы и через юг Украины, Кавказ и Поволжье проникает в Казахстан и Джунгарию, где находит предел своего восточного распространения. Другой — *E. hirsutum* (L.) Moq. — литорально-полупустынно-степной, распространен по берегам Средиземного моря, Атлантического океана и Северного моря и проходит в Балтийский бассейн (о. Эланд), а также по соответствующим солончаковым местообитаниям растет по всем степям и полупустынной зоне Европы и Казахстана до Чуйской степи Алтая, но в Центральной Азии почти отсутствует, если не считать единственного указания из северо-западной Монголии (Саксагол). Принимая во внимание эти факты, т. е. происхождение рода вне Центральной Азии, так же как секции, нужно предполагать, что они были связаны в своем формирова-

нии с северными литоралями Тетиса. Что же касается центральноазиатского вида — *E. divaricatum* Kar. et Kir., то его можно рассматривать как результат видообразовательного процесса в третичном периоде. После ухода из Центральной Азии морских бассейнов и развития в дальнейшем фитоценозов степного типа, ранее установления пустынь, поскольку виды этой секции являются представителями на материке южных степей и полупустынь. Из секции *Uncinata* Ulbr. в Монголии и Кашгарии отмечается *E. hyssopifolium* (Pall.) Moq.; вид, как и вся секция, в восточной Монголии и южнее Гоби не известен. В этой секции 3 вида. Два остальных распространены от Испании и до Центральной Азии, в которую не заходят. Остальные виды трибы *Camphorosmeae* не представляют интереса, так как восточный предел своего распространения находят главным образом в Джунгарии, т. е. по существу не являются видами центральноазиатскими. Таковы: *Panderia turkestanica* Iljin, *Kirilowia eriantha* Bge., *Londesia eriantha* Fisch. et Mey. Последний вид известен лишь из района между р. Чуей и г. Хобдо.

Наконец, из рода *Camphorosma* для Центральной Азии отмечается только один вид — *C. Lessingii* Litw. и то лишь в самой западной части, а именно в Джунгарии и Котловине Больших Озер Монголии. Род *Camphorosma* насчитывает около 10 видов, произрастающих от южной Европы до Передней и Средней Азии и Кавказа.

Из трибы *Corispermeae* в Центральной Азии известны два рода — *Agriophyllum* и *Corispermum*. Вне этой части Азии к данной трибе принадлежит ее древнейший, ныне угасающий род *Anthochlamys* (4 вида) с сильно дизъюнктивными ареалами в Передней и Средней Азии. Из 6 видов рода *Agriophyllum*, сосредоточенных в основном в Средней Азии, только один вид *A. gobicum* Bge. известен из песчаных центральноазиатских пустынь (Монголия, Кашгария, Цайдам, Ордос, Алашань), причем он почти не отличается от *A. arenarium* M. B. — самого обычного растения полупустынных и северопустынных песков Заволжья, Кавказа, Казахстана, частично Джунгарии. *A. gobicum* Bge. — вид весьма молодой, четвертичный, результат геологически недавнего видообразовательного процесса. Наиболее интересный род этой трибы в Центральной Азии несомненно *Corispermum*. Если очаг происхождения рода, насчитывающего теперь около 50 видов, находился, вероятно, в Средней Азии (около 15 видов) или, может быть, в Средней и в Центральной Азии были 2 самостоятельных, но разновременных очага его развития, то, принимая во внимание это предположение, дальнейшая миграция рода на север по речным аллювиям и приречным галечникам и особенно на восток, в пределы Центральной Азии, по материковым пескам происходила уже в постплейстоценовое время при значительном формообразовательном процессе, объясняющем существующий ныне значительный полиморфизм в этом роде (Ильин, 1946, стр. 243). И действительно, в Монголии и других частях Центральной Азии, а также в Маньчжурии и пограничных частях Китая наблюдается сложная картина ныне еще на глазах происходящего видообразовательного процесса, объясняющая большие трудности в разграничении видовых границ у *Corispermum*. Видовой состав этого рода во флоре Центральной Азии еще не учтен, он требует еще больших сборов, тщательного систематического анализа и будет несомненно в ближайшем будущем умножен. К данному времени мы можем констатировать там следующие виды: *C. patelliforme* Iljin (рис. 16) (Гоби, Цайдам, Ордос, Алашань), *C. puberulum* Iljin (Ордос, восточная Монголия, а также Китай — провинции Шаньдун, Хэбэй, Маньчжурия), *C. mongolicum* Iljin (Монголия и Чуя на Алтае),

C. chinganicum Iljin (Монголия, Джунгария и Прибалхашье в СССР), *C. Lehmannianum* Bge. (вид среднеазиатский, заходит в Кашгарию), *C. hiptapotamicum* Iljin (Прибалхашье в СССР и Джунгария), *C. tibeticum* Iljin (Кашгария, Тибет, Памир), *C. Dutreuilii* Iljin (Кашгария и Памир), *C. declinatum* Steph. (северная и центральная Монголия, Северный

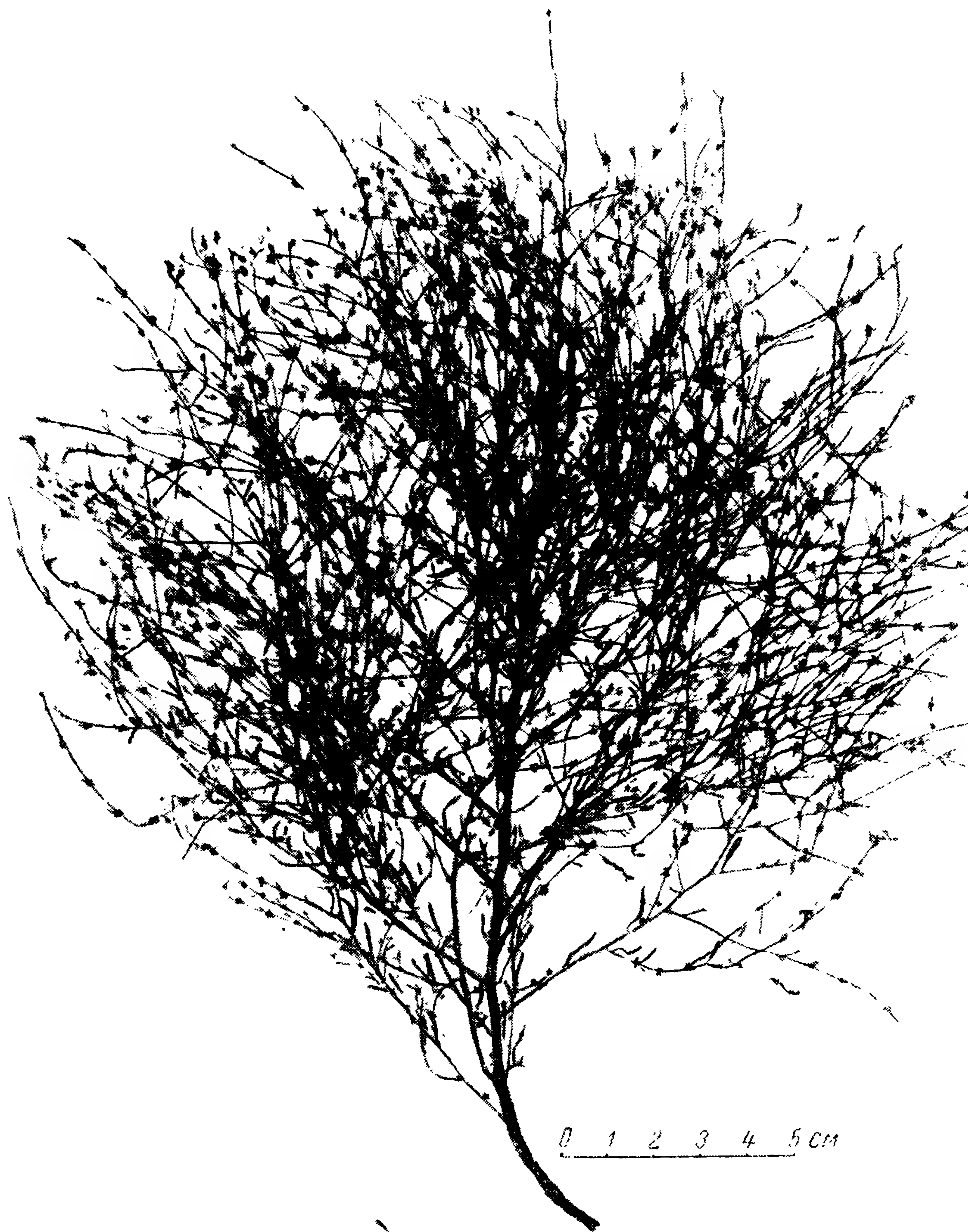


Рис. 15. *Echinopsilon divaricatum* Kar. et Kir.

Китай, южная Сибирь),[1] *C. tylocarpum* Hance (*C. Gmelini* Bge.) (восточная Монголия, Ордос, Ганьсу, Хэбэй), *C. falcatum* Iljin (Тибет) и др. Все перечисленные виды показывают примеры молодых образований, связанных с формированием пустынно-степных песков равнин и аллювиально-галечных речных наносов в горах. Таким образом, вся триба *Corispermeae*, несмотря на большой видовой эндемизм в роде *Corispermum*, дает хороший образец пришлости этих флористических элементов в Центральную Азию,

[1] После империалистической войны 1914 г. этот вид усиленно начал проникать в европейскую часть СССР до Прибалтики по посевам пшеницы.

очевидно в период плиоцена, по крайней мере это касается последнего рода, далеко сейчас распространенного на восток и за пределы Центральной Азии. Небольшой островок верблюдки (*Corispermum*) имеется в некоторых штатах США. Ранее там различали только один вид — *C. hyssopi-*



Рис. 16. *Corispermum patelliforme* Iljin

folium L. Теперь на основе работ Ридберга (Rydberg) установлено несколько видов, причем *C. hyssopifolium* L. исключен из флоры Америки. Принимая во внимание, что виды этого рода весьма легко мигрируют по песчаным и песчано-галечным местообитаниям (что заметно и ныне), еще трудно окончательно решить вопрос о путях и времени формирования верблюдок в Центральной Азии; ясно одно, что виды *C. tylocarpum* Hance и *C. declinatum* Steph. явно восточноазиатского происхождения. Возможно и другое предположение, что высокий видовой эндемизм верблюдок в Центральной Азии имеет более древние корни и что этот род связан с

литоралями морских бассейнов мела и через аллювий речных систем и озер ко времени аккумуляции песчаных массивов под воздействием сибирского антициклона и под влиянием наступившего аридного климата нашел в этих песках благоприятную почву для формообразования.



Рис. 17. *Kalidium gracile* Fenzl.

Триба *Salicornieae* — древнейшая в семействе, населяет литорали и пустыни всех материков. В Центральной Азии она представлена 4 родами: *Kalidium, Salicornia, Halocnemum, Halostachys*. Наиболее характерным родом для пустынных центральноазиатских флор из этой трибы является *Kalidium* и особенно *K. gracile* Fenzl. (рис. 17), распространенный во всех областях пустынь: Джунгарии, Кашгарии, Монголии, Ордосе, Алашани и Цайдаме. Вид молодой, морфологически еще мало отчлененный от *K. Schrenkianum* Bge., произрастающего в арало-каспийском и прибалхаш-

ском районах Средней Азии и проникшего в Джунгарию и Кашгарию, а также и от *K. caspicum* (L.) Ung.-Sternb., обладающего обширным ареалом, протянувшимся от Аравии до Джунгарии и Кашгарии. В Монголии, Джунгарии, Кашгарии и Цайдаме известен еще один вид этого рода — *K. foliatum* (Pall.) Moq., уходящий по солончаковым пустыням на запад до Нижнего Поволжья и Закавказья, а затем после большого перерыва вновь появляющийся в виде небольшого фрагмента ареала на узкой литоральной полосе южной Испании (Ильин, 1937). Род *Kalidium*, следовательно, по происхождению древнесредиземноморец, в Центральную Азию проник ко времени формирования там пустынь и представлен одним эндемичным видом *K. gracile* Fenzl.

Род *Salicornia* с видом *S. europaea* L., распространенным по всем пустыням и степям на солончаковой почве Центральной Азии, а вне пределов последней — в соответствующих областях всех материков, кроме Австралии. Всех видов этого рода насчитывается на литоралях и континентальных солончаках всех континентов около 30. В Центральной Азии встречается лишь один вид. Род *Halocnemum*, неотъемлемо связанный с прибрежьями, такырами и сорами всего Средиземноморья, начиная почти с Испании и всей северной Африки, Передней и Средней Азии с единственным видом *H. strobilaceum* (Pall.) M. B., известен в Центральной Азии лишь из Джунгарии и Кашгарии, а род *Halostachys*, также монотипный с видом *H. caspica* (Pall.) C. A. M., распространенный по солончакам от Ирана, Закавказья и Нижнего Поволжья через всю Среднюю Азию, проходит лишь в Кашгарию до Лоб-Нора и возможен еще в Джунгарии.

Из этого обзора трибы *Salicornieae* сем. маревых видно, что из ее 11 установленных в настоящее время родов только 4 зарегистрированы в Центральной Азии и ни один не эндемичен. Что же касается видов, то только единственный *Kalidium gracile* Fenzl. может быть признан центральноазиатским эндемиком, но тесно связанным своим происхождением с видами *K. caspicum* (L.) Ung.-Sternb. и *K. Schrenkianum* Bge.

В Центральной Азии род *Eurotia*, состоящий всего из 10 видов, занимает видное место в составе ее растительности. Согласно А. С. Лозина-Лозинской (1930), в пределах этой территории распространено 5 видов: *E. ceratoides* (L.) C. A. M., *E. Eversmanniana* Stschegl., *E. arborescens* A. Los., *E. prostrata* A. Los., *E. compacta* A. Los. Наиболее широкий ареал занимает первый вид, встречающийся в пустынях, степях и пустынных горах, а также вне рассматриваемой страны, именно в северо-западной Индии, Средней Азии, западных Гималаях, южной Сибири, южной степной и даже лесостепной Европе до Венгрии, на Кавказе, в Иране, Египте и Испании. Весьма близкие к данному виду *E. fruticulosa* Pazij и *E. pungens* Pazij описаны из Средней Азии.

Второй вид — *E. Eversmanniana* Stschegl. населяет песчаные массивы полупустынь и пустынь от Арала до Джунгарии и Котловину Больших Озер западной Монголии, не являясь, таким образом, истинным центральноазиатским видом, а лишь заходя в указанные провинции своим восточным краем. *E. compacta* A. Los. и *E. prostrata* A. Los. — горно-ксерофитные виды, поднимающиеся высоко в горы (до 5000 м) по сухим галечным руслам и солнцепечным склонам в Куэнь-Луне, Тибете, Цайдаме. Последний из описанных А. С. Лозино-Лозинской видов — *E. arborescens* A. Los. (рис. 18) — высокий кустарник (до 2 м высоты), произрастает по пескам и песчано-галечным отложениям в долинах рек в Ордосе, а также в китайских провинциях Ганьсу и Хэбэй, к северу доходит до Хинганского хребта, обходя Центральную Азию. Только что перечисленные 3 вида

терескена, по существу, в пустынную область центральноазиатской территории не заходят. Можно вполне согласиться с А. С. Лозино-Лозинской, что эти 3 вида весьма молодые образования.

Можно высказать предположение, что их происхождение легко связывается с третично-четвертичными поднятиями высоких горных сооружений Азии. Следует вспомнить, что совсем недавно А. В. Куминовой (1939)

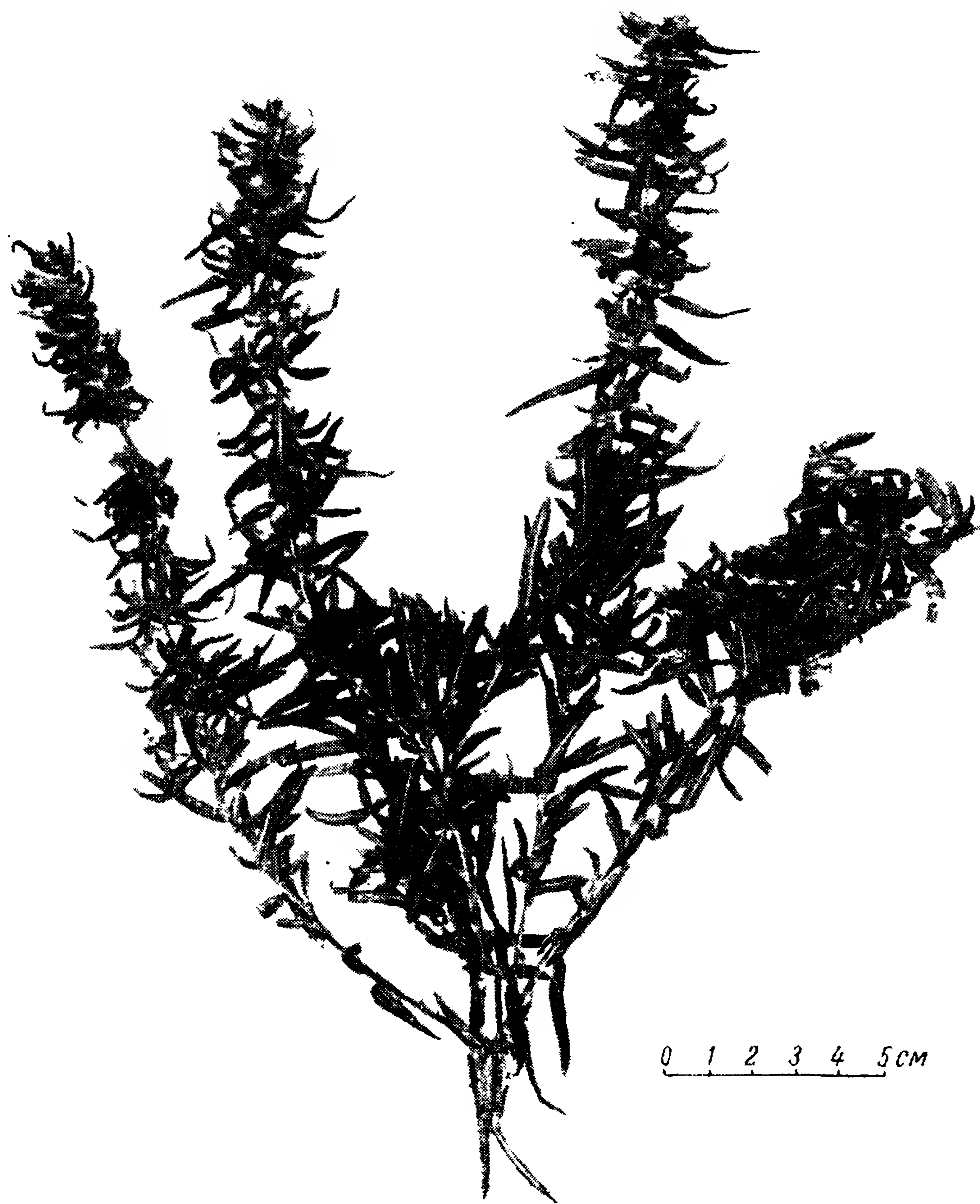


Рис. 18. *Eurotia arborescens* A. Los.

описан новый вид терескена — *E. lenensis* Kum. из Якутской АССР, где он произрастает по глинисто-карбонатным гипсосодержащим степным склонам. Этот вид с небольшим изолированным ареалом близок к *E. ceratoides* (L.) C. A. M. и *E. compacta* A. Los. Как известно, степные участки среди тайги в Якутской АССР считаются реликтовыми. Напомним, что, помимо указанных, в пустынях Северной Америки имеется еще 2 вида: *E. lanata* (Pursch.) Moq. и *E. subspinosa* Rydb. Мы должны признать, что род *Eurotia* весьма древний, возникший не ранее конца мела, когда Новый и Старый Свет были еще в полном контакте. Мнение А. С. Лозина-Лозинской относительно наибольшей древности *E. Evers-*

manniana Stschegl. вряд ли основательно. Тип *E. ceratoides* (L.) C. A. M. более удовлетворяет этим представлениям. Однако возможно, что тип *E. Eversmanniana* Stschegl. населял приморские пески Тетиса в его восточном отрезке. Все остальные виды, как это мы видели, являются молодыми как на территории Средней, так и южной окраинной горной Центральной Азии, связанными своим морфогенезом с последними страницами геологической истории этой страны. Принимая все это во внимание, мы не можем считать обитание терескена на пустынных равнинах Центральной Азии геологически давним, так как вся ее основная равнинно-степная и пустынная части лишены в этом отношении оригинальности.

Род *Atriplex*, относящийся к той же трибе *Atripliceae*, что и *Eurotia*, весьма древний, насчитывающий около 150 видов во всех пустынях мира и литоральных областях; в пределах Центральной Азии не дает разнообразия форм. Ряд видов, широко распространенных в Европе и значительной части Азии, на западе или крайнем севере находит свои границы по окраинам рассматриваемой страны. Таковы кокпек (*Atriplex cana* C. A. M.), заходящий в Джунгарию, *A. amblyostegia* Tucz. (Джунгария), *A. hastata* L. (Джунгария и западная Монголия), *A. patens* Iljin (северная Монголия) и некоторые другие. Более широко распространены *A. tatarica* L. (по всем областям) и *A. laevis* C. A. M. (Джунгария, Кашгария, Монголия с пустыней Гоби). Все ареалы указанных видов необходимо считать в этих частях Азии восточными отрезками общего их распространения. Наоборот, такие виды с широким произрастанием в этой стране, как *A. sibirica* L., *A. centralasiatica* Iljin (рис. 19), *A. megalotheca* M. Pop., необходимо причислить к центральноазиатским эндемам. Первый вид, известный из Джунгарии, Кашгарии, Монголии, Цайдама, Алашани, Ордоса, северного Тибета, Ганьсу и Маньчжурии, заходит в южную Сибирь и Центральный Тянь-Шань Средней Азии. Второй зарегистрирован в Монголии, Кашгарии, Ордосе, Тибете и пограничном Китае, западным отрезком своего ареала захватывает прибалхашский и восточнотяньшаньский районы Средней Азии. Наконец, третий обнаружен пока только в Кашгарии и в пределах СССР в Сары-Тогое Средней Азии. Все три приведенных только что вида лебеды филогенетически близки друг к другу.

Род *Halimione*, близкий к *Atriplex*, представлен в Центральной Азии одним видом *H. fera* (L.) Allen (Монголия, Уч-Турфан), встречающимся также в южной части Восточной Сибири; это несомненно центральноазиатский эндем. Другой вид этого рода — *H. pedunculata* (L.) Allen известен в Западной Европе, южной европейской части СССР, на Северном Кавказе, в Казахстане, северной части Средней Азии.

Последним в подсем. *Cyclolobeae* более крупным родом, имеющим значительное развитие в Центральной Азии, является *Chenopodium*, но он не представляет сколько-нибудь большого интереса, так как большинство видов — это обычные, широко распространенные сорняки, как *Ch. album* s. l., *Ch. botrys* L., *Ch. glaucum* L., *Ch. hybridum* L., *Ch. urbicum* L. и др. Центральноазиатскими видами нужно считать *Ch. acuminatum* Willd., ареал которого простирается по всем районам в этой части Азии и местами в южной Сибири, а кроме того, уходит в смежные области Китая (Маньчжурию, Ганьсу и др.). Близкие виды и расы развиты в юго-восточном Китае, Корее и Японии, в том числе и *Ch. Vachelii* Hook et Arn. Таким образом, этот вид восточноазиатского происхождения, и формирование его связывается с переработкой более мезофильных видов в ксерических

областях Центральной Азии. Вторым центральноазиатским видом необходимо считать *Ch. aristatum* L., выделяемый некоторыми авторами в монотипный род *Teloxis,* что, с моей точки зрения, не является основательным, так как остроконечия, развивающиеся на концах веточек соцветия, — признак, по которому он выделяется в особый род, — в более мезофильных усло-



Рис. 19. *Atriplex centralasiatica* Iljin.

виях исчезают. Этот вид также занимает почти всю Центральную Азию и заходит в смежные области Китая, Маньчжурии, Ганьсу, Сычуань и другие. *Ch. aristatum* L. также вырисовывается как вид восточных связей, особенно близко стоящий к американским аборигенам из секции *Botryoides*. В Монгольском Алтае и до Чуйской степи Алтая обнаружи-

вается любопытный полукустарниковый эндем — *Ch. frutescens* C. A. M. (рис. 20), типичный пустынник, стоящий несколько изолированно и проявляющий некоторые филогенетические связи к однолетней мари — *Ch. Karoi* Allen. Вполне допустимо, что *Ch. frutescens* C. A. M. есть свидетель наступления пустынной фазы развития флоры Центральной Азии. *Ch. Karoi* Allen также центроазиатец и морфологически ближе связан с восточносибирскими видами — *Ch. prostratum* Bge. и *Ch. jenisseense* Allen et Iljin, проникающими даже до лесотундры, и с *Ch. pamiricum* Iljin, обитающим в восточном Памире. Мы полагаем, что в этой серии видов *Ch. Karoi* Allen является более древним, а поэтому миграция и сопряженная с ней морфологическая перестройка шли с юга на север, с одной стороны, и в горные высоты — с другой. *Ch. Karoi* Allen обнаруживает известные связи с *Ch. vulvaria* L., западным видом, не проникающим в Центральную Азию, причем ареалы их смыкаются в пределах Средней Азии.

Теперь мы снова вернемся к подсем. *Spirolobeae,* с которого и начали наш флористический анализ. В этом подсемействе наиболее крупным родом в Центральной Азии, да и вообще, является *Salsola.* Нужно полагать, что количество видов здесь достигает не менее 30. Род этот для этой территории еще критически не проработан, и поэтому достаточно четкий анализ его дать еще невозможно. Начнем с обзора типично пустынной секции *Anchophyllum,* широко известным представителем которой является боялыч (*S. arbuscula* Pall.); виды этой секции характеризуются перетяжкой на листьях, немного выше их основания. Все они состоят из кустарниковых и полукустарниковых форм. В Центральной Азии к ней относятся три вида: *S. arbuscula* Pall., распространенная в Джунгарии, Кашгарии и западной Монголии до пустыни Гоби, — этот вид занимает к западу большой ареал в области полупустынь и пустынь Средней Азии до Нижнего Поволжья, с одной стороны, и до Ирана — с другой; *S. laricifolia* (Turcz.) Litw., известная из Джунгарии и Монголии, причем по щебнистым пустыням Средней Азии доходит до Усть-Урта и Копет-Дага; последний вид этой секции, уже оригинальный центроазиатец — *S. abrotanoides* Bge., покрывающий всю полупустынную и пустынную Монголию, Ордос, Алашань, Цайдам, Тибет, пустынные склоны Куэнь-Луня и Наньшаня. В центральном и Южном Казахстане и Средней Азии эта секция насчитывает 12 видов (*S. arbuscula* Pall., *S. Drobovii* Botsch.,- *S. laricifolia* Litw., *S. montana* Litw., *S. maracandica* Litw., *S. chiwensis* M. Pop., *S. Richteri* Kar., *S. Paletzkiana* Litw., *S. transhyrcana* Iljin, *S. penduliflora* Iljin, *S. Roshevitzii* Iljin, *S. Baranovii* Iljin). Очаги развития секции лежат в области северной Африки, Передней и Средней Азии. Проникновение отсюда в Центральную Азию видов *S. arbuscula* Pall. и *S. laricifolia* (Turcz.) Iljin связано с установлением там пустынного климатического режима. *S. abrotanoides* Bge. (рис. 21) генетически более близко стоит к тяньшаньско-памироалайским видам (по наличию опушения) *S. Baranovii* Iljin и *S. Roshevitzii* Iljin.

Из большой переднеазиатской секции *Belanthera* в пустынях Центральной Азии указывается один вид — *S. gemmascens* Pall., считающийся весьма характерным и древним представителем пустынных азиатских флор, обнаруживающий фрагментарность своего ареала. Это единственный вид этой секции, заходящий далеко на север. Он известен из Ирана и всей Средней Азии, замещаясь в Закавказье весьма близким видом *S. nodulosa* (Moq.) Iljin. Уже в Восточном Тянь-Шане и Средней Азии, как это ранее мною было указано (Ильин, 1936а), сменяется тесно родственном видом *S. passerina* Bge. (рис. 22), который далее к востоку про-

стирает свой ареал в пределы центральноазиатских пустынь (Монголия, Алашань, Ганьсу) и отличается более плотно расположенными почечками и побегами. Таким образом, монгольская *S. gemmascens* Pall. есть *S. passerina* Bge., но уже на территории Ганьсу можно наблюдать формиро-



Рис. 20. *Chenopodium frutescens* C. A. M.

вание нового вида из серии *Gemmascentes* с более крупными почками и околоцветником не с прижатыми волосками (чешуйками), а с рыхлыми спутанными — *S. hansuensis* Iljin. Оба центральноазиатских вида явно молодые, и даже *S. passerina* Bge., более древняя, чем *S. hansuensis* Iljin, весьма слабо морфологически отграничена от *S. gemmascens* Pall. Следо-

вательно, мы можем сделать заключение, что эти два эндемичных для Центральной Азии вида произошли при нарастании здесь ксерически-пустынного климатического режима на базе указанных выше видов ряда *Gemmascentes* Iljin секции *Belanthera* Iljin.

Большая секция *Caroxylon*, распространенная во всем так называемом древнем Средиземноморье, начиная с Атлантики, и имеющая в пустынях и полупустынях Средней Азии таких обычнейших представителей, как



Рис. 21. *Salsola abrotanoides* Bge.

S. rigida Pall., *S. dendroides* Pall., *S. laricina* Pall., *S. nitraria* Pall., в Центральной Азии, по существу, отсутствует, если не считать Джунгарии и Кашгарии, куда заходят *S. nitraria* Pall. и, возможно, *S. rigida* Pall. и *S. dshungarica* Iljin.

Секция *Physurus* того же рода, также имеющая большое распространение в Средней Азии, Казахстане, Нижнем Поволжье, Кавказе и Иране и представленная там целым рядом близких видов, особенно в солончаковых обитаниях, также почти отсутствует в Центральной Азии. В Джунгарию заходят из Средней Азии *S. heptapotamica* Iljin, *S. subcrassa* M. Pop. и, возможно, *S. lanata* Pall., *S. Korshinskyi* Iljin.

Секция *Brachyphylla* Iljin, представленная ранее всего лишь одним видом — *S. affinis* C. A. M., протянувшим свой ареал по полупустыням и северным пустыням Казахстана и Джунгарии, в Кашгарии сменяется



Рис. 22. *Salsola passerina* Bge.

особым, сильно опушенным, но близким к первому видом — *S. Roborovskyi* Iljin (рис. 23) (Ильин, 1955). Во всей остальной Центральной Азии эта секция отсутствует.

Из монотипной секции *Heterotricha* Iljin — *S. brachiata* Pall., произрастающая в полупустынях и пустынях от Крыма, Нижнего Поволжья и Предкавказья, через Казахстан проникает в Джунгарию и западную

Монголию. Следовательно, эта секция своих эндемиков в Центральной Азии не имеет. То же самое можно сказать про секцию *Coccosalsola* Fenzl. с видом *S. foliosa* (L.) Schrad. и секцию *Aleuranthus* Iljin с тремя видами, ряд *Sodae* секции *Kali*, пока не найденные в Центральной Азии, но возможные в Джунгарии, ряд *Tamariscinae* той же секции с видом *S. rosacea* L., встречающимся только в пределах Джунгарии.

Из всех рядов и секций рода *Salsola* в Центральной Азии наибольшее разнообразие и эндемизм приобретает серия *Ruthenicae* секции *Kali*. На

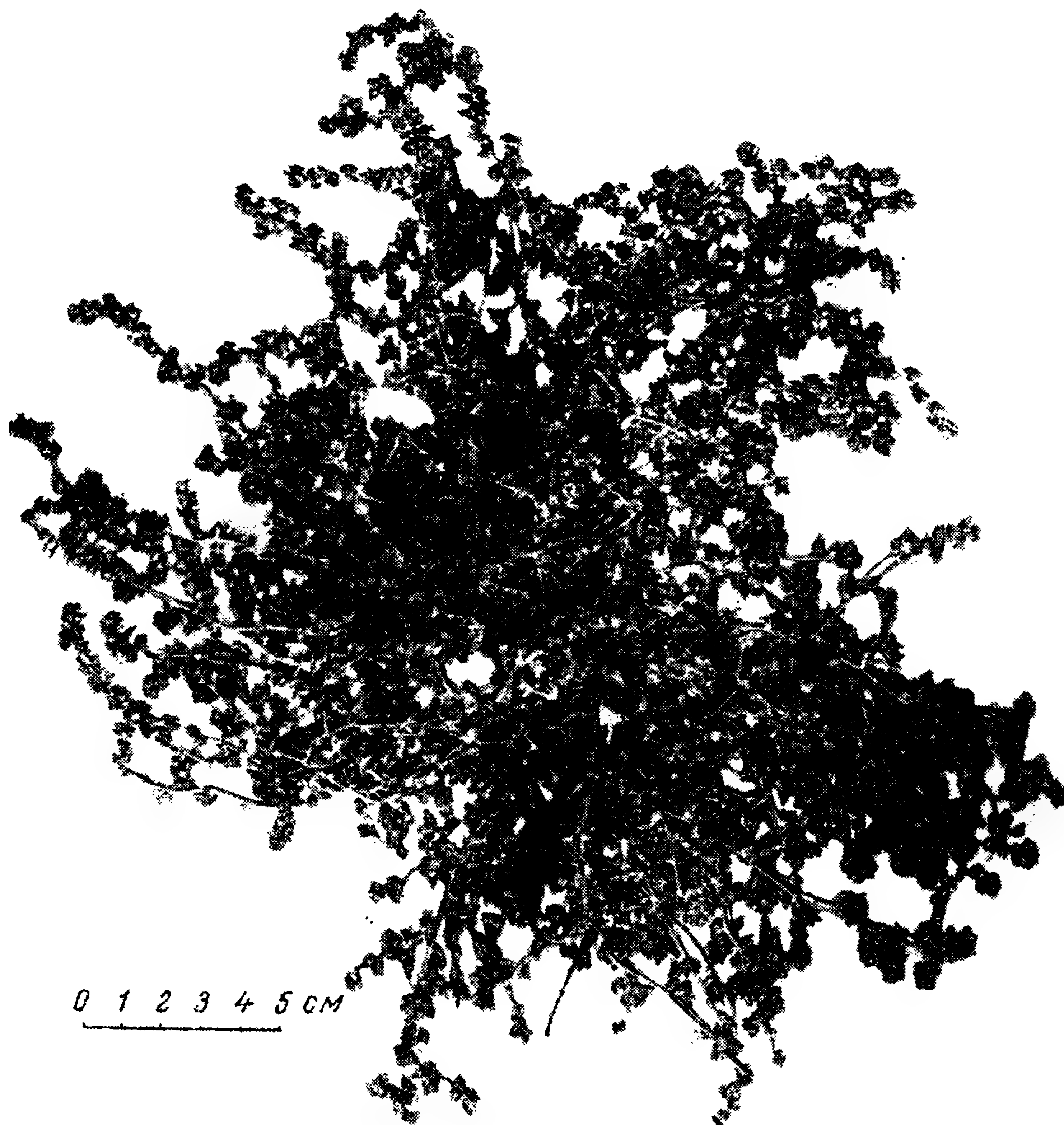


Рис. 23. *Salsola Roborovskyi* Iljin.

указанной территории можно насчитать не менее 10 видов, т. е. столько, сколько во флоре всего СССР, и в два раза больше, чем в Казахстане и Средней Азии вместе взятых. Мы наблюдаем здесь большой полиморфизм, особенно в песчаных местообитаниях, так что границы между видами, по крайней мере на основе просмотра гербарного материала, с трудом улавливаются. Наиболее распространенными видами являются — *S. ircutina* Gandoger, распространенная по всей Центральной Азии и заходящая в южную Сибирь и в самую восточную часть Казахстана к югу до Тянь-Шаня, а также *S. microkali* M. Pop. — небольшое растение с розовыми полосками на стебле и со вздутыми при плодах и твердеющими основаниями прицветников и прицветничков и розовыми крыльями, достаточно обильно встре-

чающееся в Монголии и Кашгарии и заходящее к западу на Памир. На песках в Джунгарии, Кашгарии и Монголии произрастает среднеазиатский вид — *S. pellucida* Litw., а в Кашгарии, кроме того, имеется рано

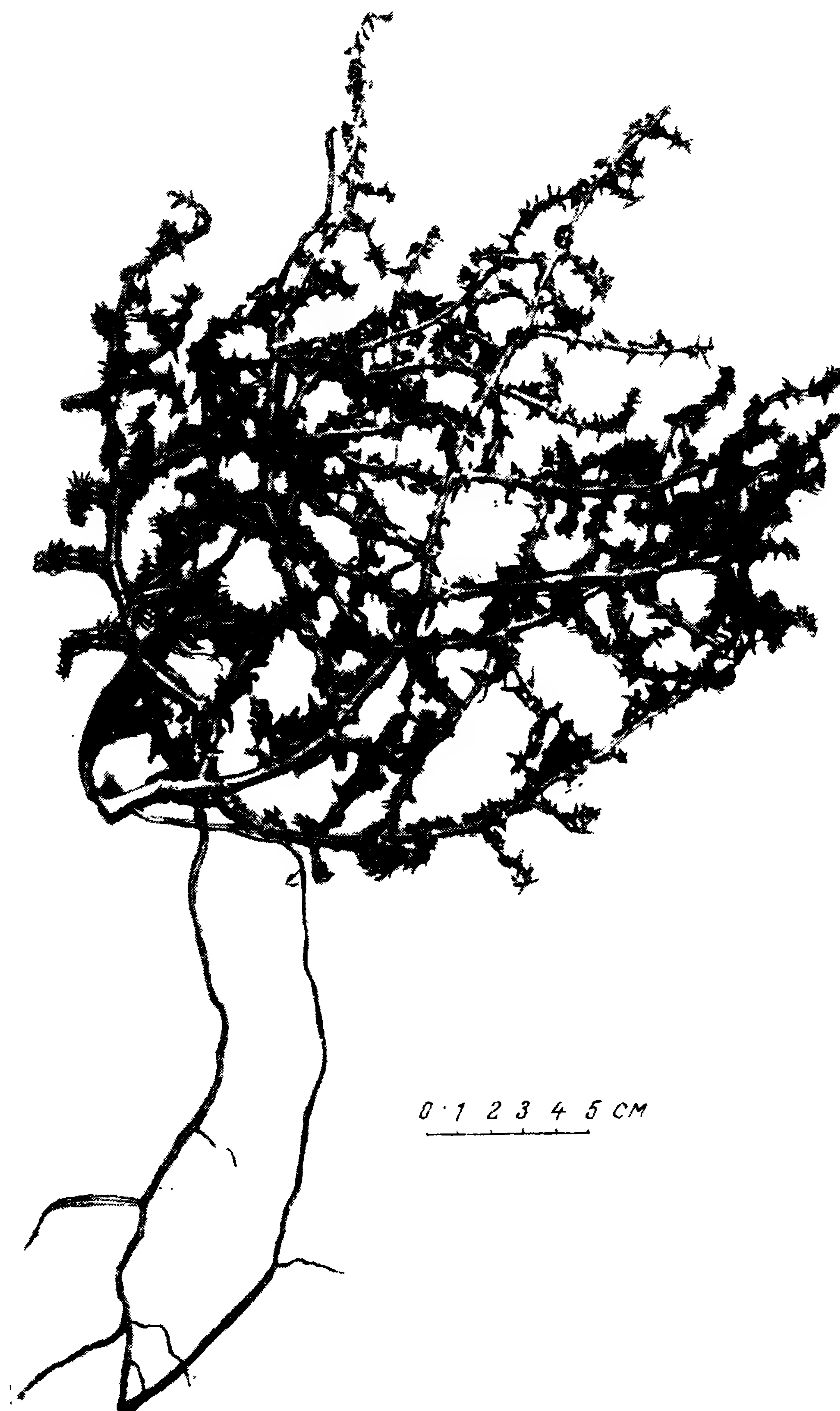


Рис. 24. *Salsola gobicola* Iljin.

цветущий, также среднеазиатский песчаный вид — *S. praecox* Litw., замещающийся в Гоби весьма близким видом — *S. gobicola* Iljin (рис. 24) и отличающийся тем, что надкрыльные части околоцветника не превращены в твердые заострения, а остаются мягкими и спадающими, как у типа подсерии ряда *Ruthenicae* — *S. pestifer* A. Nelson. Из песчаных эндемичных видов особенно импозантна *S. beticolor* Iljin (рис. 25), выделяю-

щаяся своим ярким пурпуровым оттенком и населяющая бугристые пески в Гобийском Алтае, и *S. Ikonnikovii* Iljin (рис. 26) — высокое бледнозеленое растение с опущенными книзу листьями и сравнительно крупными цветками, обитающая на барханах и бугристых песках Джунгарии и Восточной Гоби, в том числе Гобийского Алтая и Хангая. В Цайдаме зарегистрирован особый, весьма оригинальный вид — *S. zaidamica* Iljin (рис. 27) — небольшое растеньице с зачаточными крыльями, образующими на околоцветнике при плодоношении цельный и узкий ободок. В Монголии также выделяется весьма оригинальный вид — *S. Potaninii* Iljin (рис. 28), густо усаженный шипиками и отмечаемый высоко стоящими в



Рис. 25. *Salsola beticolor* Iljin.

виде конуса над крыльями листочками околоцветника, довольно широкими, но без заострений. Широко распространен в Монголии, как Внутренней, так и Внешней, *S. centralasiatica* Iljin (рис. 29), заходящий в Кашгарию и северо-восточную часть Китая и обитающий большей частью по галечникам сухих русел. Весьма своеобразный вид *S. monoptera* Bge. (рис. 30), захватывающий своим ареалом Монголию, Кукунор, Цайдам, а возможно и шире, и заходящий в Чуйскую степь Алтая, — растение сильно разветвленное, с мелкими цветками, развивающими всего одно крыло. Несколько особняком от всех перечисленных видов стоит *S. collina* Pall., самое широко распространенное растение этого ряда, населяющее не только всю Центральную Азию, но выходящее далеко за ее пределы в восточные и южные провинции Китая (Маньчжурия, Хэбэй, Шэньси, Хэнань, Цзяньсу, Ганьсу и др.), а также во всю южную Сибирь, Дальний Восток, а на запад — в Казахстан и Заволжье. Возможно, что последний вид — элемент восточноазиатского происхождения. Вид этот проявляет полиморфизм на всей занимаемой им площади, особенно в

Китае. Все остальные виды мы склонны рассматривать как результат последующего видообразовательного процесса при аридизации Центральной Азии. Однако все эндемичные виды носят характер молодых, очевидно четвертичных, и связаны с южными степями и особенно с пустынной обстановкой, в частности с песками, образованиями геологически также молодыми.

Последний большой род из подсем. *Spirolobeae* на территории Центральной Азии — *Suaeda*. Секция *Schanginia* представлена здесь 4 видами, из которых 3 — *S. altissima* (L.) Pall., *S. microphylla* Pall., *S. linifolia* Pall., отмечены лишь в Джунгарии, последний проникает далее в западную часть Монголии (Котловина Больших Озер). Это виды западного происхождения, а *S. glauca* Bge. (рис. 31), широко распространенная в Центральной Азии вплоть до Кашгарии, как почти и во всем Китае, Корее и Японии, явно восточного происхождения. Она происходит из Тихоокеанских литоралей, причем, как я в свое время отметил (Ильин, 1936а и б), при переходе этого вида из литоральной полосы в континентально-ксерические условия происходит преобразование его морфы, хотя окончательно еще не закрепленной наследственностью; в противовес приморским экземплярам, в которых преимущественно развивается тип цветков с горизонтально расположенными и желто-бурыми семенами, континентальные образуют по большей части вертикально расположенные и черные семена. Отсутствие резкой разграниченности этих признаков говорит о сравнительно недавнем проникновении этого вида в пределы Центральной Азии.



Рис. 26. Соцветие *Salsola Ikonnikovii* Iljin.

Из секции *Conosperma* в интересующей нас части Азии до сих пор отмечены лишь 2 вида: *S. pterantha* (Kar. et Kir.) Bge и *S. acuminata* (C. A. M.) Moq., но оба лишь в Джунгарии. Кроме того, я нашел еще новый вид для Кашгарии — *S. Roborovskyi* Iljin (рис. 32). Вся секция явно более западного происхождения, как это хорошо иллюстрируется из приведенного мной ее ареала (l. c.). Самая древняя и многочисленная по видам и наиболее распространенная, занимающая литорали и солончаки пустынь всех материков Земли, секция *Heterosperma* представлена в Центральной Азии несколькими видами. Поскольку этот род на изучаемой территории еще не подвергся всесторонней критической оценке, нет воз-

можности дать точный состав сведовой флоры, в том числе и из последней секции. Некоторые приводимые названия явно сомнительны, например *S. salsa* (L.) Pall. вид литоральный, встречается по берегам Черного, Каспийского и Аральского морей. Достоверны из данной секции широко распространенные в Центральной Азии *S. prostrata* Pall., *S. heterophylla* (Kar. et Kir.) Bge., *S. corniculata* (C. A. M.) Bge., из которых первый дохо-

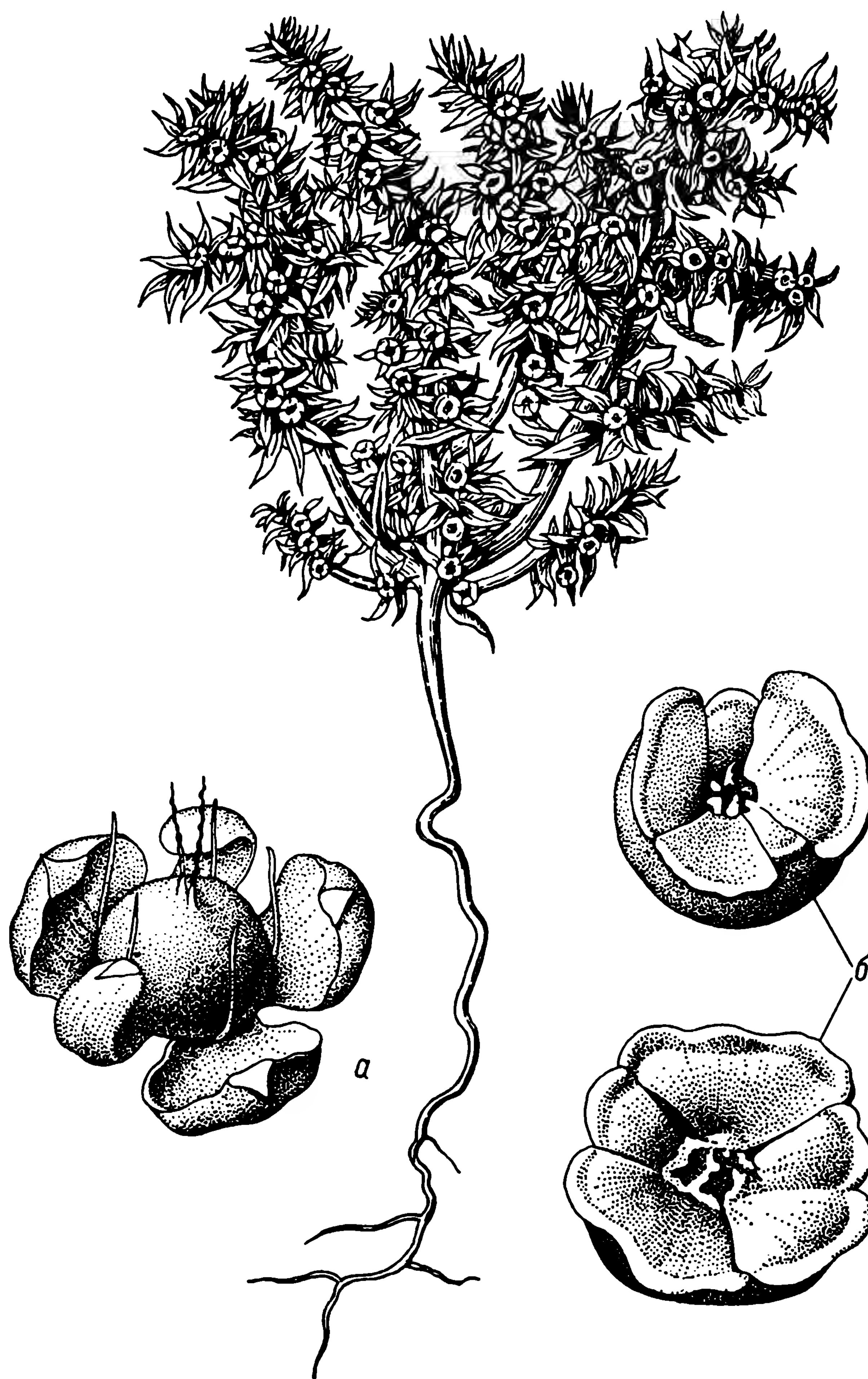


Рис. 27. *Salsola zaidamica* Iljin.

дит в Европе до Атлантического океана, второй до Нижнего Поволжья и через Кавказ до Ирана и третий также до Нижнего Поволжья, но занимает более северное положение и в область настоящих среднеазиатских пустынь не спускается. Последний вид, кроме того, протягивает свой ареал по всей южной Сибири. Распространение всех указанных выше видов свед связано, очевидно, с литоралями Тетиса, а по уходе последнего из Азии осуществлялось проникновение их на солончаки ксерических областей Средней, а потом и Центральной Азии. *S. Olufsenii* Pauls. не является пустынным центральноазиатским видом; он связан с солонча-

ками высоко поднятых горных плато Памира, Куэнь-Луня, Тибета, так же как и монотипный род *Microgynoecium tibeticum* Hook f. Только единственный вид секции *Heterosperma* эндемичен для Центральной Азии и действительно и габитуально своеобразен и экологически необычен. Это *S. Przewalskii* Bge., распространенный по барханам и бугристым пескам пустынь Гоби и Алашани. Из монотипной секции *Physophora* заходит в Джунгарию *S. physophora* Pall., приуроченный к более западным пустын-

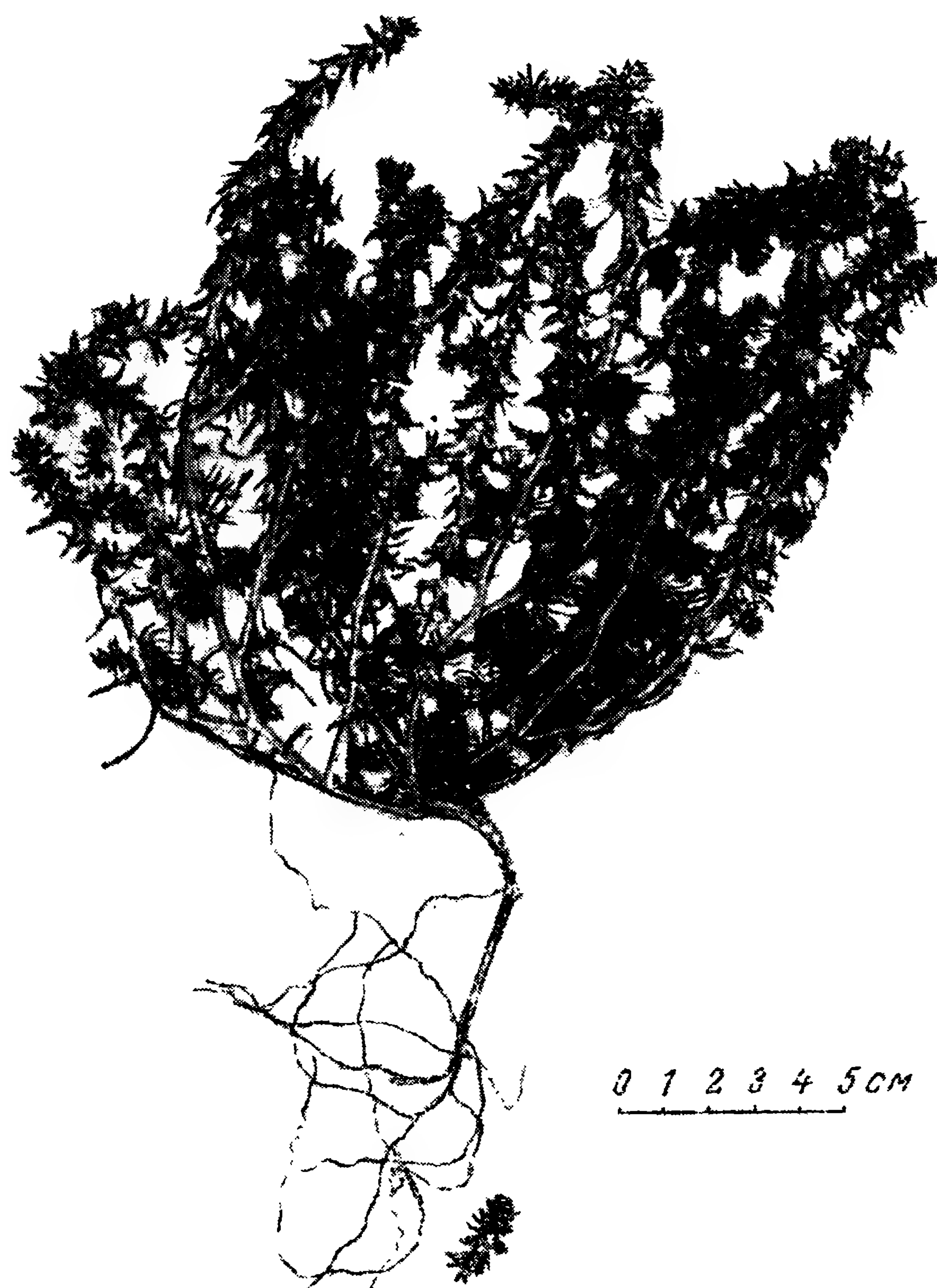


Рис. 28. *Salsola Potaninii* Iljin.

ным очагам, ареал которого на западе ограничивается Нижним Поволжьем, а на юге — границей с южными пустынями.

Следует остановиться еще кратко на некоторых мелких родах и особенно *Halogeton*, который Е. П. Коровин (1935) считал центральноазиатским родом. При анализе среднеазиатской пустынной флоры мне пришлось развенчать формирование этого рода только в связи с этим пустынным очагом (Ильин, 1946). И действительно, из 4 видов этого рода один — *H. sativus* (L.) С. А. М., весьма близкий к нашему среднеазиатцу — *H. glomeratus* (М. В.) С. А. М., распространен по литоралям южной Испании и северо-западной Африки. Последний вид произрастает от северного Прикаспия до Джунгарии, Кашгарии и западной Монголии включительно, почти не проникая в самые южные пустыни Средней Азии. В Центральной Азии наиболее широкое распространение во всех ее райо-

нах, вплоть до Тибета и Ганьсу, имеет *H. arachnoideus* Moq. (рис. 33); на запад ареал его протягивается до Прибалхашья и тяньшаньских районов Средней Азии. Наконец, *H. tibeticus* Bge., известный из Кашгарии, Цайдама и Тибета, зарегистрирован также и для Памира. Напомним также,



Рис. 29. *Salsola centralasiatica* Iljin.

что в северной Африке имеется монотипный род *Agatophora alopecuroides* (Del) Fenzl., отличающийся морфологически весьма незначительно от рода *Halogeton* и часто в него включающийся. Таким образом, за родом *Halogeton* нельзя признать центральноазиатского происхождения — он выходец из литоралей Тетиса, свидетельством чему является сопряженная морфологически пара видов *H. sativus* (L.) C. A. M. на западе и *H. glome-*

ratus (М. В.) С. А. М. на востоке этой флористической области. *H. arachnoides* Moq. и *H. tibeticus* Bge. представляют собой примеры дальнейшего видообразовательного процесса на материке Киргизии и проникновения новообразований при формировании пустынь Центральной Азии.

Своеобразный монотипный род *Iljinia* с видом *I. Regelii* (Bge.) Eug. Kor. (рис. 34) распространен вдоль пустынных предгорий юга Центральной Азии, а также прослеживается в пределах Средней Азии по пестроцветным адырам Ферганской долины до Кугитанга в Туркмении. Наиболее близкие родственные отношения этот род проявляет к секции *Anchophyllum* Iljin рода *Salsola*, если какие-либо сопоставления в этом



Рис. 30. *Salsola monoptera* Bge.

отношении допустимы. Во флоре Центральной Азии этот род филогенетически одинок. Таким образом, происхождение ильинии может быть связано с материком Наливкина — Киргизией, а продвижение ее далеко на восток по южной предгорной дуге должно быть истолковано как более поздняя инвазия в Центральную Азию.

В этой же части Центральной Азии, главным образом в южной Монголии, Кашгарии, Наньшане, Цайдаме и Тибете, распространен второй монотипный род, еще более морфологически своеобразный — *Sympegma Regelli* Bge. В Средней Азии по пустынным щебнистым склонам и конгломератам он протянулся от границ Кашгарии до Джунгарского Алатау, Тянь-Шаня и восточного Памиро-Алая. Род этот морфологически также явно изолирован, но и в данном случае намечается известный контакт с вышеназванной секцией рода *Salsola*, хотя бы по типу листьев. Во всяком случае, у нас нет никакого сомнения, что *Sympegma*, так же как *Iljinia* и ряд других родов, вышла из того древнего очага ксерофильной флоры, на который с большим основанием обратил в свое время внимание Е. П. Коровин (1935).

Наконец, заканчивая обзор сем. маревых во флоре Центральной Азии, следует упомянуть, что некоторые небогатые видами роды из подсем. *Spirolobeae*, довольно многочисленные в Средней Азии, на интересующей

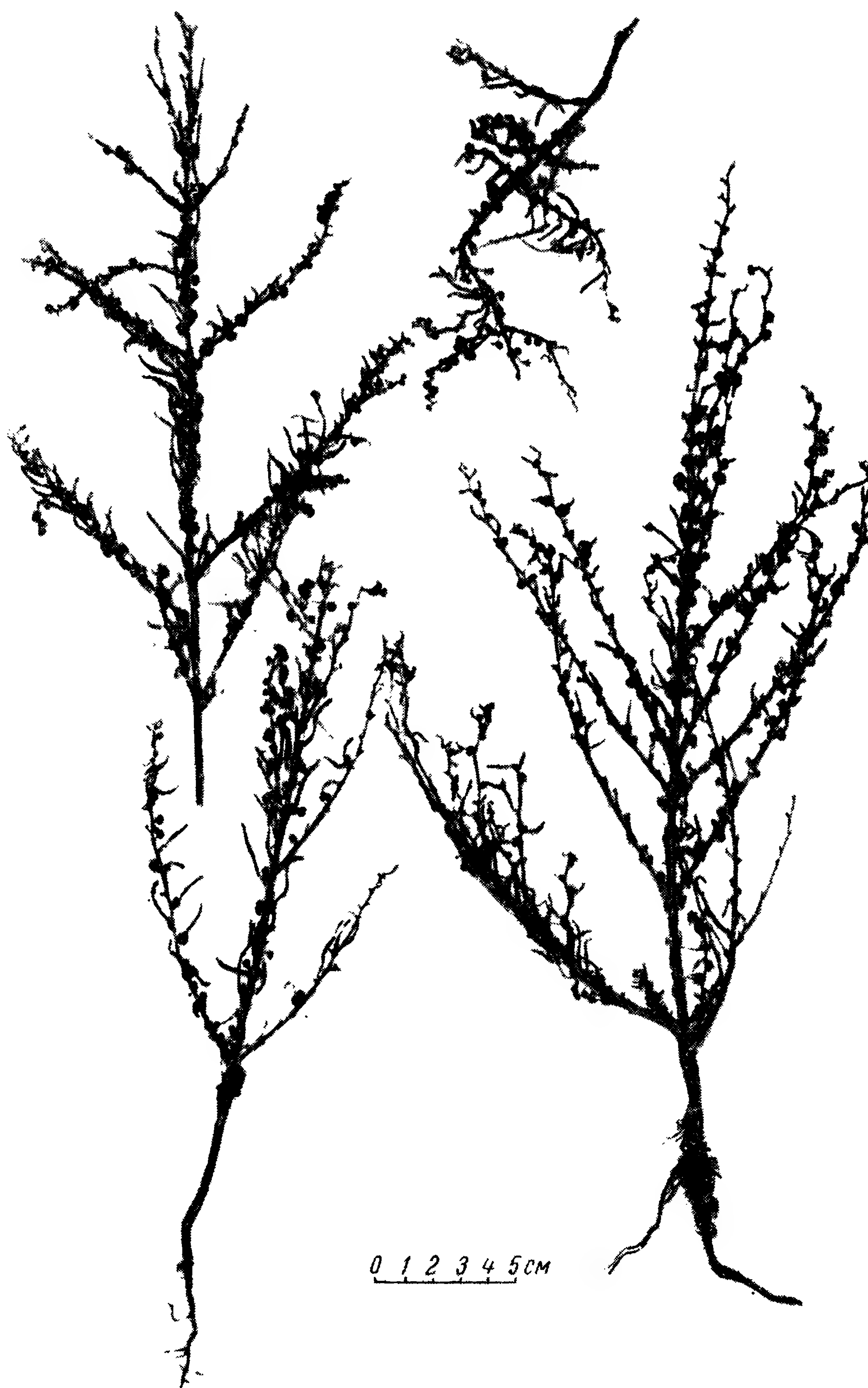


Рис. 31. *Suaeda glauca* Bge.

нас территории находят свои восточные границы одним-двумя видами в Джунгарии и реже в западной Монголии или вообще не переступают пределов туранских пустынь. К первой группе отмеченных для Джунгарии относятся: *Halimocnemis* (*H. villosa* Kar. et Kir.), *Petrosimonia* [*P. sibirica* Pall.) Bge.], *Nanophyton* [*N. erinaceum* (Pall.) Bge.], *Girgensohnia* [*G. op-*

positiflora (Pall.) Fenzl.], *Borszszowia aralocaspica* Bge. Вторая группа родов также довольно значительна: *Alexandra, Bienertia, Rhaphidophyton, Ofaiston, Halocharis, Halotis, Piptoptera, Gamanthus* и ряд других пустынных среднеазиатских родов, обитающих только на самом юге Средней Азии.



Рис. 32. *Suaeda Roborovskyi* Iljin.

Мы специально более детально остановились на анализе сем. *Chenopodiaceae*, как древнейшего пустынно-литорального семейства во всех геологически древних пустынях мира (пыльца этого семейства известна еще с палеогена), оставившего яркие следы своей былой истории в качестве реликтов и не обнаруживающего угасания в своей формообразовательной деятельности и поныне, как об этом свидетельствуют многочисленные прогрессивные эндемики. И если теперь сопоставить весь арсенал фактов по

этому семейству и с этих позиций взглянуть на флору Центральной Азии, то невольно поражаешься ее исключительной бедности в смысле оригинальности. Однако количество видов из сем. *Chenopodiaceae* достигает все же значительной цифры и приблизительно может быть определено, до детального критического изучения, цифрой 150, а количество родов — около 25. При этих исчислениях мы не принимаем во внимание Джунгарию, по природе своей флоры не относящуюся к Центральной Азии, но



Рис. 33. *Halogeton arachnoideus* Moq.

обнаруживающую наиболее тесную связь с флорой Турана. Как показал приведенный выше анализ, несмотря на обилие здесь видов и родов в этом семействе, Центральная Азия абсолютно лишена родовых эндемов. Но и количество эндемичных видов весьма невелико. Среди последних мы различаем, как видно было из обзора, 4 группы видов: 1.) киргизо-центроазиатцы, распространенные в районах почти всей Центральной Азии, но очаг своего происхождения имеющие в древнем материке Киргизии, отчего западным отрезком своего ареала заходят в восточную пустынно-горную часть Средней Азии. Это *Anabasis brevifolia* С. А. М., *Kochia melanoptera* Bge., *K. Krylovii* Litw., *Echinopsilon divaricatum* Kar.

et Kir., *Corispermum chinganicum* Iljin, *Atriplex sibirica* L., *A. centralasiatica* Iljin, *A. megalotheca* M. Pop., *Chenopodium Karoi* Allen, *Salsola passerina* Bge., *S. microkali* M. Pop., *Halogeton arachnoideus* Moq.; 2) синоцентроазиатцы, немногие сравнительно виды, генетически связанные с восточнокитайской флорой, но в пустынях и степях Центральной Азии



Рис. 34. *Iljinia Regelii* (Bge.) Eug. Kor.

приобревшие широкое распространение, — *Corispermum puberulum* Iljin, *C. tylocarpum* Hance, *Chenopodium aristatum* L., *Ch. acuminatum* Willd., *Kochia Sieversiana* (Pall.) C. A. M.; 3) памироцентроазиатцы, распространенные по пустынным предгорьям южной горной цепи от Памира до Ганьсу, а часто и до Хингана, или концентрирующиеся в определенных отрезках этой горной дуги, обычно не спускаясь в равнины, причем очаг их происхождения также лежит в киргизском палеозойском материке, —

Microgynoecium tibeticum Hook f., *Corispermum Dutreuilii* Iljin, *C tibeticum* Iljin, *Eurotia prostrata* A. Los., *E. compacta* A. Los. (?), *E. arborescens* A. Los., *Suaeda Olufsenii* Pauls., *Halogeton tibeticum* Bge., *Sympegma Regelii* Bge.; 4) наконец, последнюю группу видов образуют истинные центральноазиатские эндемики — центроазиатцы, известные в основном из пустынных равнин Центральной Азии и не произрастающие вне пределов последней, виды, корни происхождения которых явно прощупываются на самой центральноазиатской территории на базе ее характерной маревой флоры, — *Kochia macroptera* Iljin, *Corispermum patelliforme* Iljin, *C. mongolicum* Iljin, *Agriophyllum gobicum* Bge., *Chenopodium frutescens* C. A. M., *Suaeda Roborovskyi* Iljin, *S. Przewalskii* Bge., *Salsola abrotanoides* Bge., *S. hansuensis* Iljin, *S. Roborovskyi* Iljin, *S. gobicola* Iljin, *S. Ikonnikovii* Iljin, *S. beticolor* Iljin, *S. zaidamica* Iljin, *S. Potaninii* Iljin и *S. centralasiatica* Iljin.

Таким образом, на уровне современного познания флоры маревых Центральной Азии к числу центроазиатцев мы можем причислить всего 41 вид, из которых только 16 являются действительно и по существу ими, т. е. настоящими эндемиками, происхождение и развитие которых связано с характерными условиями четвертичной и в значительной степени постплейстоценовой истории геоморфологического развития Центральной Азии. Это все виды молодые, большей частью произрастающие на песчаных или солончаковых местообитаниях, а также по галечно-щебнистым пустыням, являющимся основными элементами ландшафта пустынь Центральной Азии, формирование которых можно отнести к периоду не ранее конца плиоцена. Таким образом, анализ сем. *Chenopodiaceae* развенчивает представление о древности пустынной флоры Центральной Азии и выделяет ее в этом отношении на фоне всех крупных пустынь мира. Результаты этого анализа находятся в полной гармонии с данными геологии и геоморфологии, почвоведения и палеоботанических свидетельств.

Обратимся ко второму пустынно-литоральному семейству — *Zygophyllaceae,* также известному во всех пустынях и других аридных областях Старого и Нового Света. Представлено оно и во флоре Центральной Азии. Для него на этой территории указывалось 5 родов: *Nitraria, Peganum, Tribulus, Zygophyllum, Tetraena,* из которых последний считается эндемичным родом Центральной Азии. Сем. *Zygophyllaceae* также весьма древнее, формирование его происходило в области геологически давних пустынь (Ильин, 1947); по Джонстону (Johnston, 1940), время возникновения его в пустынях Гондваны необходимо датировать по крайней мере не ранее мезозоя. Готан и Виланд (Gothan u. Weyland, 1954) приводят, по Менцелю, из олигоцена Нижнего Рейна плоды *Zygophyllum* и *Guajacum* и окаменелости *Balanitocarpum,* сравнивая последний с современным родом *Balanites.* Ископаемый плод *Zygophyllocarpum,* по мнению тех же авторов, относится к сем. *Zygophyllaceae.* Отпечатки листьев *Guajacum* и *Porliera* известны из третичного периода Южной Америки. Особенно богаты родовым и подсемейственным эндемизмом пустыни южного полушария. Но и область флоры древнего Средиземноморья также выступает довольно рельефно своей оригинальностью. Здесь эндемичны и подсем. *Tetradiclioideae* и *Nitrarioideae,* а на более ранних этапах развития флоры древнего Средиземноморья выступает и подсем. *Peganoideae.* Интересно отметить, что все эти подсемейства ныне отмечаются как монотипы — признак, достаточно явно указывающий на их сравнительную древность.

Начнем анализ с подсем. *Nitrarioideae* и с его единственного рода *Nitraria,* вопросы очага возникновения которого, направления его расселе-

ния и в связи с этим квалификации анцестральных признаков у разных его видов послужили объектом довольно длительной и заостренной дискуссии. Первый выступил с этой темой в своих классических монографиях В. Л. Комаров (1908). Селитрянка являла, по Комарову, пример элемента, чуждого во флоре Центральной Азии, не связанного непосредственно с эволюцией ангарской флоры, в широком ее понимании, а образец западной иммиграции при формировании пустынь Центральной Азии. Она возникла как род, по этому автору, на литоральных побережьях Гондваны в области тропической флоры, поскольку ближайшие филогенетические связи ее уводили к тропическому африканскому роду *Balanites*. Впоследствии некоторые авторы (Попов, 1927; Коровин, 1935; Бобров, 1946) выдвинули новую идею о центральноазиатском происхождении рода. Впрочем, М. Г. Попов не является всецело поборником этой новой точки зрения, так как для него как тонкого систематика ясно, что селитрянка не могла возникнуть в сердце пустынь Центральной Азии, как Афина Паллада из головы Зевса. Он присоединяется к мнению В. Л. Комарова о происхождении селитрянки как рода на территории Гондваны в мелу или в начале третичного периода, когда были уже развиты типы *N. Schoberi* L. и *N. retusa* (Forsk.) Aschers., причем в первом прообразе она каким-то способом мигрировала из Австралии через Тетис в юго-восточную Азию и, наконец, проникла в древние пустыни Центральной Азии, дав там сложный ныне цикл видов и, в свою очередь, мигрируя на запад в Переднюю Азию, сомкнулась с ареалом *N. retusa* (Forsk.) Aschers. Но все же очагом развития (не возникновения) селитрянки М. Г. Попов считает пустыни Центральной Азии, она здесь как бы нашла свою вторую родину. Значит, принципиально он присоединяется в смысле происхождения рода к В. Л. Комарову, но намечает иной путь проникновения нитрарии в центр Азии, не являющийся единственным для рода вообще, и тем самым иную динамику формообразовательного процесса в смысле хорологическом. Со своей стороны я выдвинул бы здесь только два основных возражения: во-первых, путь проникновения из Австралии через древнюю мезофильно-лесную тропическую страну бездоказателен и просто невозможен, а во-вторых, вся сумма фактов, как это указано выше и как будет суммировано в дальнейшем, отрицает существование в центре Азии меловых или раннетретичных истинных пустынь. Е. П. Коровин уже решительно переносит центр возникновения рода в эту часть Азии, но не мотивирует своего утверждения никакими аргументами, так как и в самом деле этого доказать нельзя. Если же строго стоять на страже голых фактов, то необходимо присоединиться к В. Л. Комарову и М. Г. Попову о гондванском происхождении рода. Что касается Е. Г. Боброва, то из его работы трудно уяснить собственную точку зрения автора, так как он присоединяется и к М. Г. Попову и к Е. П. Коровину, стоящим на противоположных позициях в понимании происхождения рода. Лично я, стараясь придерживаться ближе к накопленным до сего времени фактам, считаю наиболее правильным приоритетный взгляд В. Л. Комарова о возникновении селитрянки на древних литоралях Гондваны и дальнейшей ее миграции в пустыни Ангарского материка, не предрешая, однако, путей этого проникновения и решительно исключая направление, указанное М. Г. Поповым (Ильин, 1944). Попробуем глубже подойти к решению вопроса об очагах возникновения рода. Если бы таковым была Центральная Азия, то прежде всего мы, естественно, должны решить, на базе какого материала он мог возникнуть. Есть ли там близкие роды, которые могли обеспечить этот формообразовательный процесс? Мы выше уже перечислили произрастающие в Центральной Азии роды сем.

Zygophyllaceae: Peganum, Zygophyllum, загадочную *Tetraena* и, конечно, *Nitraria.*

Все они относятся к разным подсемействам, причем значительно чуждым друг другу. Ни о каких непосредственных филогенетических связях, которые давали бы пищу сколько-нибудь приближающейся к истине спекуляции об общности их происхождения, хотя бы в ранние этапы третичного периода, не может быть и речи. Совсем в ином свете представляется вопрос, если мы перенесем происхождение рода на территорию Гондваны. Во всей Африке, от юга до севера, в различных местообитаниях — от тропических литоралей до пустынь и пустынных литоралей Средиземноморья — развит род *Balanites,* внешне уже напоминающий нашу селитрянку. Он, правда, также принадлежит к особому подсем. *Balanitoideae*, но подсемейству морфологически весьма близкому к подсем. *Nitrarioideae.* Однако, чтобы не быть голословными, приведем краткие их диагнозы. Вот как А. Энглер (Engler, 1897) характеризует эти два подсемейства и рода.

Nitrarioideae: тычинок 10—15 без придатков, завязь 3-гнездная, не лопастная, с одной висячей семяпочкой в каждом гнезде; плод — костянка со сравнительно тонким внеплодником и твердокаменистым, но нетолстым ямчатым внутриплодником вследствие абортации двух гнезд и семяпочек, одногнездный и односеменной, вверху с шестью мелкими зубчиками; семя безбелковое; кустарники с обратноклиновидными очередными листьями.

Balanitoideae: тычинок 10 без придатков, завязь 5-гнездная, слабо лопастная, с одной висячей семяпочкой в каждом гнезде; плод — костянка с нетолстым мясистым внеплодником и очень толстым, слабо 5-полосчатым твердокосточковым внутриплодником вследствие абортации 4 гнезд и семяпочек, одногнездный и односеменной; семя безбелковое; деревья или кустарники с очередными листьями из одной пары листочков.

Уже из сравнения этих кратких описаний становится ясным филогенетическая близость этих подсемейств. Подсем. *Peganoideae* с одним родом *Peganum* имеет 3-гнездную коробочку или ягодообразный плод (не костянка) со многими семенами в каждом гнезде, а подсем. *Zygophylloideae,* к которому относятся многие роды, в том числе *Zygophyllum* и *Tribulus*, имеют сухие, в первом случае коробчатые, во втором распадающиеся плоды, оба рода с супротивными листьями. Только эти подсемейства и развиты в Центральной Азии. О роде *Tetraena* далее будет сказано особо.

Род *Balanites*, по Энглеру (Engler, 1915), содержит около 15 видов, весьма полиморфных, которые можно сгруппировать в 3 группы: *Aegyptiaceae* с центральным видом *B. aegyptiaca,* свойственным пустыням и саваннам северной Африки; *Angolensis* — саваннам Анголы и *Roxburghianae* — литоралям тропической Африки, особенно на востоке материка (*B. Tieghemii, A. Chevalier, B. Manghainii* Sprague и др.).

Каждый непредубежденный систематик и флорист теперь, в свете изложенных фактов, может сделать лишь один вывод, что родина нитрарии не могла находиться в Центральной Азии, а может быть и вообще во всей азиатской Ангариде. Палеоботанические находки *Balanitocarpus* подтверждают это мнение. Единственное допущение, которое позволительно сделать на основе морфологии и распространения современных родов сем. *Zygophyllaceae,* это, что нитрария возникла на Гондванском материке и что процесс формирования этого рода связан с каким-то общим предком нитрарии и баланита. Современными свидетелями этого рода на осколках Гондваны являются два морфологически довольно далеко отстоящих вида

селитрянки: *N. retusa* (Forsk.) Aschers. в Африке и *N. Bellardieri* DC. в Австралии. Последний вид и является ближайшим к нашим азиатским селитрянкам.

В Центральной Азии встречаются 5 видов селитрянок, из которых *N. sibirica* Pall., занимающая всю территорию этой страны вплоть до Тибета, а вне ее границ — в южной Сибири, Казахстане и Восточном Тянь-Шане, близко родственна с *N. tangutorum* Bobr., раскинувшей свой ареал по южной окраине распространения предыдущего вида, именно в Цайдаме, северном Тибете, пограничных китайских провинциях Ганьсу и Сычуане. Последний вид более молодой, близкий *N. sibirica* Pall., и в своем возникновении, очевидно, связан с более теплым климатическим режимом, как об этом свидетельствует и сам габитус растения, более высокого и крупнолистного, чем мы это наблюдаем у сибирской селитрянки. Вторую серию видов образует здесь *N. Schoberi* L. и *N. Roborovskyi* Kom., причем первая заходит в пределы Центральной Азии лишь в Джунгарию, а может быть, и в самую западную часть Монголии, основной же ее ареал протягивается через Восточный Тянь-Шань, полупустыни Казахстана и пустыни Средней Азии до Нижнего Поволжья и через аридный Кавказ в ксерические области Передней Азии вплоть до Средиземноморья, а с другой стороны — через Туркмению в Иран и Афганистан. В Кашгарии и западной Монголии (пустыня Шаргын-Гоби и др.) этот вид замещается очень близким *N. Roborovskyi* Kom. Наконец, последним видом в пределах Центральной Азии является своеобразный по своим плодам *N. sphaerocarpa* Max. От всех видов селитрянок он отличается в основном своей костянкой, внеплодник которой не мясистый, но сухой вздутый. Этот вид, по Потанину, встречается на бугристых песках, а М. Г. Попов обнаружил его в Кашгарии на гипсоносных щебнистых почвах с песком. А. А. Юнатов (1950) встречал его по преимуществу в песчано-щебнистых пустынях. Образование вздутого плода есть явно признак приспособления к условиям подвижного субстрата и в особенности в обстановке постоянно дующих ветров, а тем самым, на фоне всех остальных видов рода, признак вторичный, новообразование в условиях молодой пустынной флоры Центральной Азии. По вегетативным органам *N. sphaerocarpa* Max. сходна со всеми остальными азиатскими видами. К. И. Максимович (1889a) пишет, что от *N. Schoberi* L. вздутоплодная селитрянка отличается только в плодущем состоянии вздутыми плодами и перфорацией косточки, но в период цветения она настолько с ней сходна, что едва может быть от нее отличима. Помимо этих видов, на литоралях Каспийского моря произрастает еще один вид нитрарии — *N. Komarovii* Iljin et Lava, близкий к *N. Schoberi* L.

Таким образом, на основе всех приведенных свидетельств происхождение, расселение и образование вторичных очагов селитрянки вкратце рисуются в следующем виде. Нитрария как род возникла на литоралях Гондваны от общего с *Balanites*, очевидно ныне вымершего предка, причем уже в ранние периоды третичного времени на берегах Тетиса существовало несколько видов. В западной части этого бассейна был развит тип *N. retusa* (Forsk.) Aschers., в восточной — тип *N. Schoberi* L. Вопрос о произрастании последнего на северных побережьях Тетиса не ясен, но оно вполне возможно. После усыхания восточного отрезка Тетиса в миоцене селитрянка занимала в образовавшихся пустынях все бóльшие пространства. Проникновение ее в северные пустыни, а затем и в пределы Центральной Азии привело к формированию *N. sibirica* Pall. и *N. Komarovii* Iljin et Lava (литоральный вид Каспия). Все остальные перечисленные

эндемичные центральноазиатские виды есть виды молодые: *N. Roborovskyi* Kom. — результат дальнейшего формообразовательного процесса на базе популяций *N. Schoberi* L., а *N. tangutorum* Bobr. — на основе популяций *N. sibirica* Pall, на южной окраине Центральной Азии, *N. sphaerocarpa* Max. также тесно связана в качестве производного вида с центральноазиатскими селитрянками. Следовательно, миф о центральноазиатском происхождении селитрянки несомненно отпадает как не соответствующий фактам. Она нашла в Центральной Азии лишь свою вторую родину. Здесь отмечается вторичный видообразовательный очаг, импульс которому дало формирование центральноазиатских пустынь, происшедшее не ранее конца плиоцена. Таким образом, система рода *Nitraria* должна предстать в следующем виде:

Секция *Tridentata* Iljin sect. nov.
N. retusa (Forsk.) Aschers.

Секция *Integra* Iljin sect. nov.

Серия *Schoberi* Iljin
N. Schoberi L.
N. Komarovii Iljin et Lava
N. Roborovskyi Kom.
N. sibirica Pall.
N. tangutorum Bobr.

Серия *Sphaerocarpae* Iljin
N. sphaerocarpa Max.

Перейдем теперь к роду *Peganum*, 3 вида которого произрастают в Центральной Азии: *P. harmala* L., *P. nigellastrum* Bge., *P. multisectum* (Max.) Bobr. Всего в данном роде насчитывается 4 вида. Наиболее обширным ареалом, протянувшимся от Испании и запада северной Африки через полупустыни и пустыни Передней Азии, Закавказья, Афганистана, северо-западной Индии, Средней Азии, Нижнего Поволжья и Казахстана, обладает *P. harmala* L., который проник в Центральную Азию, заняв всю Джунгарию, Монголию, Кашгарию, Цайдам, Алашань, Ордос, и распространился даже в китайской провинции Сычуань. Второй вид — *P. nigellastrum* Bge. обитает в гобийской Монголии до Хэбэя, а на юге заходит в Алашань и Ордос. Третий вид, недавно установленный, *P. multisectum* Bobr., и приводимый К. Максимовичем в виде *P. harmala* var. *multisectum* Max., распространен в Алашани и китайской провинции Ганьсу, отличается дважды рассеченными листьями и более крупнозернистыми блестящими семенами (не матовыми, как у *P. harmala* L.). Кроме этих трех видов, в Туркмении и северном Иране в прикаспийских пустынях встречается своеобразный монотипный род, близкий к *P. harmala* L., — *Malacocarpus crithmifolium* (Retz.) C. A. M., отличающийся от всех видов рода гармала ягодообразным двугнездным плодом. Наконец, в пустынях Мексики и юго-западных штатах США произрастает *P. mexicana* A. Gray. А. Энглер (Engler, 1897), а вслед за ним и ряд других авторов полагали, что последний очень близко стоит к центральноазиатскому *P. nigellastrum* Bge., хотя никаких доказательств ими не приводится. Если это действительно было так, то тем самым устанавливался бы курьезный факт, что пара морфологически весьма близких видов — одного в Мексике, другого в Гоби — знаменует существование каких-то древних корней развития рода на некогда непрерывной огромной мезозойской пустынной территории, протянувшейся от Мексики до Китая и перманентно дошедшей до нас в

виде уже разобщенных ксерических областей, о чем должны свидетельствовать эти живые реликвии прошлого. Но оказывается, что детальный морфологический анализ нарушает красивую, может быть, стройность этой гипотезы, не говоря уже о всей сумме других фактов, отрицающих существование в Центральной Азии древних пустынь и в связи с этим, понятно, и реликтового пустынного эндемизма. Указанная ревизия рода *Peganum* была произведена в свое время М. Г. Поповым (1927). *P. mexicanum* A. Gray отличается от *P. harmala* L. и *P. nigellastrum* Bge. серыми сетчато-ячеистыми семенами, между тем как у последних двух видов они чернобурые, голые, мелкобугорчатые. *P. mexicanum* A. Gray и *P. nigellastrum* Bge., по этому автору, сходны только внешне. Вот подлинные слова М. Г. Попова: «На основании различий в структуре семян я прихожу к выводу, что *P. nigellastrum* Bge. тесно примыкает к *P. harmala* L. и что *P. mexicanum* A. Gray сильно от них обособлен, а сходство его с *P. nigellastrum* Bge. является чисто внешним конвергентным» (стр. 263). Я вполне присоединяюсь к выводам М. Г. Попова, но нахожу, что между ними нет и внешнего сходства, так как габитуально мексиканский вид ближе к *P. harmala* L. Иначе и не может быть, такова сила всей суммы фактов. Если бы морфологический анализ не помог и мы поверили бы Энглеру, то в данном случае мы невольно должны были бы признать необъяснимый курьез, по существу чудо. Приводим для большей убедительности параллелизацию систем А. Энглера и М. Г. Попова.

По А. Энглеру	По М. Г. Попову
Секция I. *Eupeganum* Engl.	Подрод *Malacocarpus* (F. et M.) M. Pop. (ныне особый род)
P. harmala L.	*P. crithmifolium* Retz.
P. nigellastrum Bge.	
P. mexicanum A. Gray	Подрод *Eupeganum* (Engl.) M. Pop.
Секция II. *Malacocarpus* (F. et M.) Engl.	a. *Leiosperma* M. Pop.
P. crithmifolium Retz.	*P. harmala* L.
	P. nigellastrum Bge.
	b. *Dyctiosperma* M. Pop.
	P. mexicanum A. Gray

Таким образом, в связи с этим морфолого-систематическим анализом в другом аспекте представляется и толкование истории развития рода. Род *Peganum* возник в пустынях верхнемелового периода в области древнего Средиземноморья. В восточном отрезке территории вместе с этой флорой сформировался на базе какого-то общего предкового типа *Malacocarpus crithmifolium* (Retz.) C. A. M. и *P. harmala* L. После исчезновения на площади Средней Азии Тетиса и широкого развития пустынь тип *P. harmala* L. получил широкое распространение, а впоследствии в верхнеплиоценовое время проник в Центральную Азию. Здесь в результате новых формообразовательных процессов, связанных с формированием галечно-щебнистой гобийской пустыни и с южными поднятиями страны в области более теплого климатического режима, на основе вида *P. harmala* L. могут быть явно отмечены процессы образованием новых видов: *P. nigellastrum* Bge. и *P. multisectum* (Max.) Bobr. Последний вид Е. Г. Бобров (1949) указывает в качестве самостоятельной расы. Следо-

вательно, эти два эндемичных центральноазиатских элемента являются видами сравнительно молодыми, особенно последний, знаменующими собой, как и в случае селитрянок, прогрессивный, но не реликтовый эндемизм.

Род *Tribulus* L. (якорец) того же семейства не представляет для нас, с позиций поставленных нами задач, флористического интереса, так как из 15, приблизительно, видов, распространенных на литоралях и ксерических областях всего земного шара, во флоре Центральной Азии якорец представлен лишь одним рудеральным представителем — *T. terrestis* L., занесенным теперь на все материки. В Центральной Азии он также является пришлым. Можно отметить, что северным и западным областям этой части Азии более свойственны голоплодные формы, а южным и юго-восточным — опушенноплодные, уходящие далее в провинции Китая до самого Тихого океана. Между этими формами есть все переходы, главным образом в промежуточной полосе их распространения.

Перейдем теперь к самому крупному роду этого семейства как в Центральной Азии, так и вообще — *Zygophyllum*. Азиатские представители этого рода были в свое время критически обработаны М. Г. Поповым (1925—1926); на основе этого изучения им предложено толкование происхождения и развития рода в целом и на Азиатском материке в частности (1927). В настоящее время он критически пересмотрен А. Г. Борисовой (1949). Род *Zygophyllum* содержит около 100 видов. Он распространен в пустынях и на литоралях Австралии, южной и северной Африки, Передней и всей Средней Азии вплоть до Индии, а также в Центральной Азии. В Америке род отсутствует. Энглер (Engler, 1897) делит род на 5 секций. М. Г. Попов различает в его азиатских представителях три подрода: *Fabago, Agophyllum* и *Euzygophyllum*. Последний в свою очередь подразделяется на 3 группы (grex): *Sarcozygium, Dumosa* и *Mediterranea*. Подрод *Fabago* М. Г. Попов считает весьма древним, не моложе африканских или австралийской групп (*Roepera*) и относит его возраст к эоцену или даже позднему мелу. В Центральной Азии преобладают виды этого подрода.

Позднее А. Г. Борисова пересмотрела этот род, внеся в его систематику существенные изменения. Судя по «Флоре СССР», где опубликована ее схема внутриродовой классификации этого рода, по крайней мере нашей страны, она делит парнолистник на следующие подроды: *Milthianthus* (ранее монотипный род пустынь Средней Азии), *Fabago* (травянистые растения Средней и Центральной Азии, один вид *Z. fabago* L. в северной Африке, Испании, Балканах и Передней Азии), *Sarcozygium* (кустарники Средней и Центральной Азии), *Dumosa* (Передняя и Средняя Азия), *Halimiphyllum* (кустарники Передней и Средней Азии) и *Pseudococcus* (многолетнее растение Монголии и Алтая). Подрод, а может быть и род, *Milthianthus* не произрастает в Центральной Азии, в пустынях Средней Азии встречается на щебнистых и глинистых склонах, на песках, в гаммаде. Из подрода *Fabago* в Центральную Азию из трех известных рас *Z. fabago* L. в западную ее часть — Синьцзян заходит только subsp. *dolichocarpum* M. Pop., распространенная и в Средней Азии. Затем из того же подрода указывается *Z. macropodum* Boriss. для Джунгарии (Синьцзян) и для востока Средней Азии (солянковые пустыни и песчаные массивы); *Z. obliquum* M. Pop. проникает из песчаных и каменистых пустынь Средней Азии в Кашгарию; *Z. brachypterum* Kar. et Kir. распространена на востоке Средней Азии, в Синьцзяне и в Котловине Больших Озер Монголии; *Z. Rosovii* Bge., произрастающая в солонцева-

тых, песчаных и гаммадных пустынях Средней Азии, свой восточный ареал протянула в Джунгарию, Кашгарию, Монголию и Тибет, поднимаясь в горы свыше 4000 м над ур. м.; *Z. oxycarpum* M. Pop., связанный своим местообитанием с каменистыми пустынями востока Средней Азии, дальнейший свой отрезок ареала заканчивает в Синьцзяне; *Z. cuspidatum* Boriss., также восточно-среднеазиатский вид, растущий на щебнистых пустынях и проникающий в сопредельный Синьцзян; *Z. mucronatum* Max. известен только из Центральной Азии (Монголия, Алашань, Ганьсу); *Z. Lehmannianum* Bge., встречающийся в Средней Азии по солоноватым глинистым пустыням, он проникает далее только в Джунгарию; *Z. pterocarpum* Bge., известный почти в тех же местообитаниях Средней Азии и Чуйской степи, что и предыдущий вид, распространен в Центральной Азии в Синьцзяне и Монголии, вероятно и в Алашани; *Z. Potaninii* Max. — вид щебнисто-каменистых и песчаных пустынь востока Средней Азии, а также Кашгарии, Монголии, Алашани. Таким образом, из 29 видов подрода *Fabago*, встречающегося в пустынях Средней Азии, лишь 10 входят в состав центральноазиатской флоры, причем бо́льшая часть из них проникает в Центральную Азию лишь восточным отрезком ареала. Только один вид из них является центроазиатским эндемом.

В подрод *Sarcozygium* входит вид *Z. xanthoxylon* Max. (рис. 35), эндемичный для Центральной Азии и произрастающий в Монголии, Алашани, Цайдаме на глинистых, щебнисто-галечных, часто весьма бесплодных почвах пустынь этой части Азии. К этому же подроду относится среднеазиатский вид *Z. ferganense* (Drob.) Boriss. из Центрального Тянь-Шаня, связанный с конгломератами и гипсоносными почвами пестроцветов; *Z. kashgaricum* Boriss., близкий к *Z. xanthoxylon* Max., известен из каменистых пустынь и пестроцветов Кашгарии, Джунгарии, Монголии, Алашани, Ордоса, Цайдама, проникает далее в провинцию Амдо.

Подрод *Dumosa* включает лишь один вид из пределов СССР — *Z. bucharicum* B. Fedtsch. — растение гипсоносных почв пестроцветов, близкое к переднеазиатскому виду *Z. dumosum* Boriss. В Центральной Азии виды этого подрода отсутствуют. Из подрода *Halimiphyllum,* виды которого протянули свой ареал от Закавказья, Передней Азии и южной части Средней Азии, в Центральной Азии не встречаются.

Наконец, подрод *Pseudococcus,* отличающийся ягодовидным плодом, включает 2 вида. Один из них — *Z. melongena* Bge. из Монголии (солончаки, солонцеватые галечники, щебнистые бэли), другой — *Z. gobicum* Max. — в Чуйской степи, Монголии и Кашгарии.

Весь этот фактический материал со всей убедительностью доказывает, что, во-первых, очаги происхождения подрода *Fabago* не лежат в пределах Центральной Азии, они явно приводят или к древнему Киргизскому материку, или к южным туранским или переднеазиатским пустыням, возможно изначально сформировавшимся на литоралях восточного отрезка Тетиса. Кстати, и близкий к *Fabago* подрод, произрастающий в Афганистане, Таджикистане и Узбекистане, — *Milthianthus* с одним видом *M. portulacoides* Bge., может быть, не совсем основательно низведенный М. Г. Поповым до особой монотипной секции подрода *Fabago*, также обитает в южных пустынях Средней Азии. Лишь один эндемичный вид из подрода *Fabago* — *Z. mucronatum* Max. — обнаруживает явные близкие связи со среднеазиатским видом *Z. cuspidatum* Boriss. Следовательно, формообразовательный процесс в этом подроде, наблюдающийся на территории Центральной Азии, есть вторичный очаг видообразования, более молодой, чем среднеазиатский.

Что касается подрода *Sarcozygium*, то он в Центральной Азии представлен двумя эндемичными видами — *Z. xanthoxylon* Max. и *Z. kashgaricum* Boriss., тесно филогенетически связанными с *Z. ferganense* Boriss., распространенным на территории древнего материка Киргизии. Очевидно, этот материк был очагом развития данного подрода.

Виды подрода *Dumosa* в Центральной Азии отсутствуют; большинство их распространено в Передней Азии (один в Средней Азии), северной и особенно южной Африке (*Z. latialatum* Engl., *Z. microcarpum* Licht., *Z. morgsana* L. и др.).

Подрод *Halimiphyllum* неизвестен в Центральной Азии, а от Средней Азии протягивает свой ареал до Средиземного моря.

Единственный подрод *Pseudococcus* развит исключительно в Центральной Азии с двумя вышеупомянутыми видами. Подрод этот выделен главным образом по наличию ягодообразной коробочки.

Следовательно, род *Zygophyllum* в центральноазиатских пустынях не имеет своих эндемичных систематических единиц более крупного ранга, чем вид (исключая подрод *Pseudococcus*). Все известные подроды или группы (grex), согласно М. Г. Попову, или секции рода находят свою родину вне пределов Центральной Азии. Между тем пустыни всех материков, где род этот имеет распространение, отмечены своеобразными и оригинальными таксономическими объединениями, например в Австралии подрод или секция *Roepera*, в пустынях востока древнего Средиземноморья подрод *Fabago*, в Средиземноморье от Инда до Канарских островов группа *Mediterranea*, в Капской области секция Энглера *Capensis*, и т. д. Это еще один из многочисленных доводов за молодость пустынной флоры Центральной Азии.

В противоречие со всеми сделанными здесь выводами, основанными на анализе представителей сем. *Zygophyllaceae*, становится факт нахождения Н. М. Пржевальским в Ордосе, к югу от песков Кузунчи (правый берег р. Хуанхэ), кустарничка, который К. И. Максимович (1889а) описал как новый род *Tetraena* с видом *T. mongolica* Max. (рис. 36). Весьма предположительно, скорей по внешнему сходству, он отнес его к сем. *Zygophyllaceae*, а А. Энглер (Engler, 1897) в образе сем. *Zygophyllaceae* поместил данный род в конце системы в разряде родов с сомнительным положением в семействе. Если бы этот род действительно принадлежал к *Zygophyllaceae*, то его, пожалуй, можно было бы квалифицировать, согласно М. Г. Попову, как древний реликтовый тип пустынной флоры, подобно некоторым монотипным родам Америки и Африки, а в данном случае как показатель давнего развития пустынной обстановки в Центральной Азии. Хотя М. Г. Попов с несомненностью высказывается за его принадлежность к сем. *Zygophyllaceae*, но все же оговаривается, что *Tetraena* явно отличается от всех родов *Zygophyllaceae*. Поэтому, прежде чем делать выводы из этой крайне интересной и удивительной находки Н. М. Пржевальского, следует уточнить систематическое положение рода. Какие морфологические признаки говорят против и за включение его в сем. *Zygophyllaceae*? Против свидетельствует наличие центральной плаценты и прямые семяпочки, т. е. признаки, приведенные в описании К. И. Максимовича и неизвестные в последнем семействе, характер опушения, также не свойственный этому семейству, присутствие железок на вегетативных органах (на единственном собранном экземпляре цветки отсутствуют). К включению этого рода в названное семейство может склонять лишь тип листьев (однопарноперистый). Если *Tetraena* в системе сем. *Zygophyllaceae* занимает ложное положение, то на основании анализа признаков ряда

других близких семейств, как *Malpighiaceae*, а также *Rutaceae, Burseraceae* и *Simarubaceae,* наиболее естественно он может быть присоединен к первому семейству. Прежде всего в этом убеждает тип волосков, характерный для мальпигиевых. *Tetraena mongolica* Max. довольно густо покрыта двуконечными чешуйчатыми волосками, сидящими на короткой ножке, так



Рис. 35. *Zygophyllum xanthoxylon* Max.

называемыми мальпигиевыми. Ф. Ниденцу (Niedenzu, 1928) пишет, что этот тип волосков составляет настолько характерную особенность сем. мальпигиевых, что нетрудно доказать принадлежность к последнему любой стерильной ветви исследуемого растения. Второй выдающейся чертой данного семейства, по тому же автору, является наличие большей частью сидячих железок как на вегетативных частях, так и на частях цветка. Они наблюдаются и у нашего рода, но в виде мелких блестящих точечных образований, рассеянных на листьях. Длинный столбик *Tetraena*, наверху загнутый и оканчивающийся мелким головчатым рыльцем, напоминает

соответствующие образования у мальпигиевых тропических родов *Tristellateia* (Мадагаскар) и особенно *Hiptage* (Индонезия, южная и юго-восточная Азия на север до Юньнани). Плоды рассматриваемого рода по их типу весьма сходны с таковыми же органами у ряда родов сем. *Malpighiaceae*, например у *Acridocarpus* или *Banisteria* и др. Прямые семяпочки хотя и редки, но также известны в сем. мальпигиевых *(Aspidopteris)*. Что же касается центральной плаценты, то она столь же несвойственна как сем. *Zygophyllaceae*, так и всем остальным семействам этого порядка *(Rutaceae, Simarubaceae, Burseraceae)*, в том числе и сем. *Malpighiaceae*. Известно, что тип плаценты всегда характеризует крупные разделы растительного мира. Значит *Tetraena* на основании этого признака не может быть отнесена даже ко всему порядку Geraniales. Однако вся сумма остальных черт этого загадочного растения не оставляла сомнения в принадлежности к последнему и в первую очередь к мальпигиевым. Необходимо было взяться за морфологическую ревизию рода, критически отнестись к описанию К. И. Максимовича. Сразу обнаружилось при этом резкое несоответствие более или менее точного рисунка автора с его текстом. Прежде всего оказалось, что плод на его рисунке не лопастная, невскрывающаяся коробочка, как значится в описании, а типичный дробный распадающийся плод. Отсюда произошли все остальные недоразумения. Если бы это была действительно коробочка, то плацента, располагающаяся в центре, могла быть признана только центральной. На самом деле эта выдающаяся часть есть торус, вокруг которого располагаются отдельные плодики дробного плода, а семяпочки сидят на постенном семяносце на стенке плодика, обращенной к торусу. Таким образом, здесь развита обычная париетальная плацента, свойственная указанному порядку (Ильин, 1951). Поэтому теперь не может быть никакого сомнения в том, что перед нами представитель сем. *Malpighiaceae*. А это ставит по-новому разрешение всего вопроса. *Tetraena* уже не свидетель древних пустынь, а показатель некогда здесь развитой ксерической тропической саванновой растительности. Это последний могикан, более ярко подчеркивающий, чем палеоботанические феномены (кстати, для данного этапа развития аридной флоры Центральной Азии совсем почти отсутствующие), какие-то иные, чем пустынные, и более давние ксерические условия эволюции растительности этой страны.

Третье литорально-пустынное сем. *Frankeniaceae*, немногочисленное по родам, но распространенное на литоралях и в пустынях всех материков, по происхождению весьма древнее (Bray, 1898; Базилевская, 1921), очевидно мелового еще возраста (Ильин, 1947), вовсе почти не зарегистрировано в пустынях и даже степях Центральной Азии *(Frankenia hispida* L. отмечена для Танна-Тувы, а *F. pulverulenta* L. однажды для пустыни Шаргын-Гоби). Однако в древнесредиземноморской области это семейство имеет центр развития, в основном для рода *Frankenia* (подрода *Afra)*, доходящего своим восточным отрезком ареала, уже со значительно обедненным видовым составом *(F. hispida* L., *F. pulverulenta* L.) до самых границ Центральной Азии. Таким образом, в противоположность двум предыдущим пустынно-литоральным семействам *Frankeniaceae* еще не успело завершить своего распространения на восток, открывшего в перспективе для него новые просторы в Центральной Азии со времени геологически недавнего сформирования там пустынь. Это еще раз подтверждает молодость пустынной центральноазиатской флоры.

Наконец, обратимся к последнему пустынно-литоральному семейству покрытосеменных — *Tamaricaceae*, представители которого играют нема-

лую роль во флоре Центральной Азии. Из этого семейства в центрально-азиатских пустынях фигурируют 4 рода: *Hololachne, Reaumuria, Tamarix* и *Myricaria*. Род *Hololachne* очень близок к *Reaumuria* и имеет, по Ни-

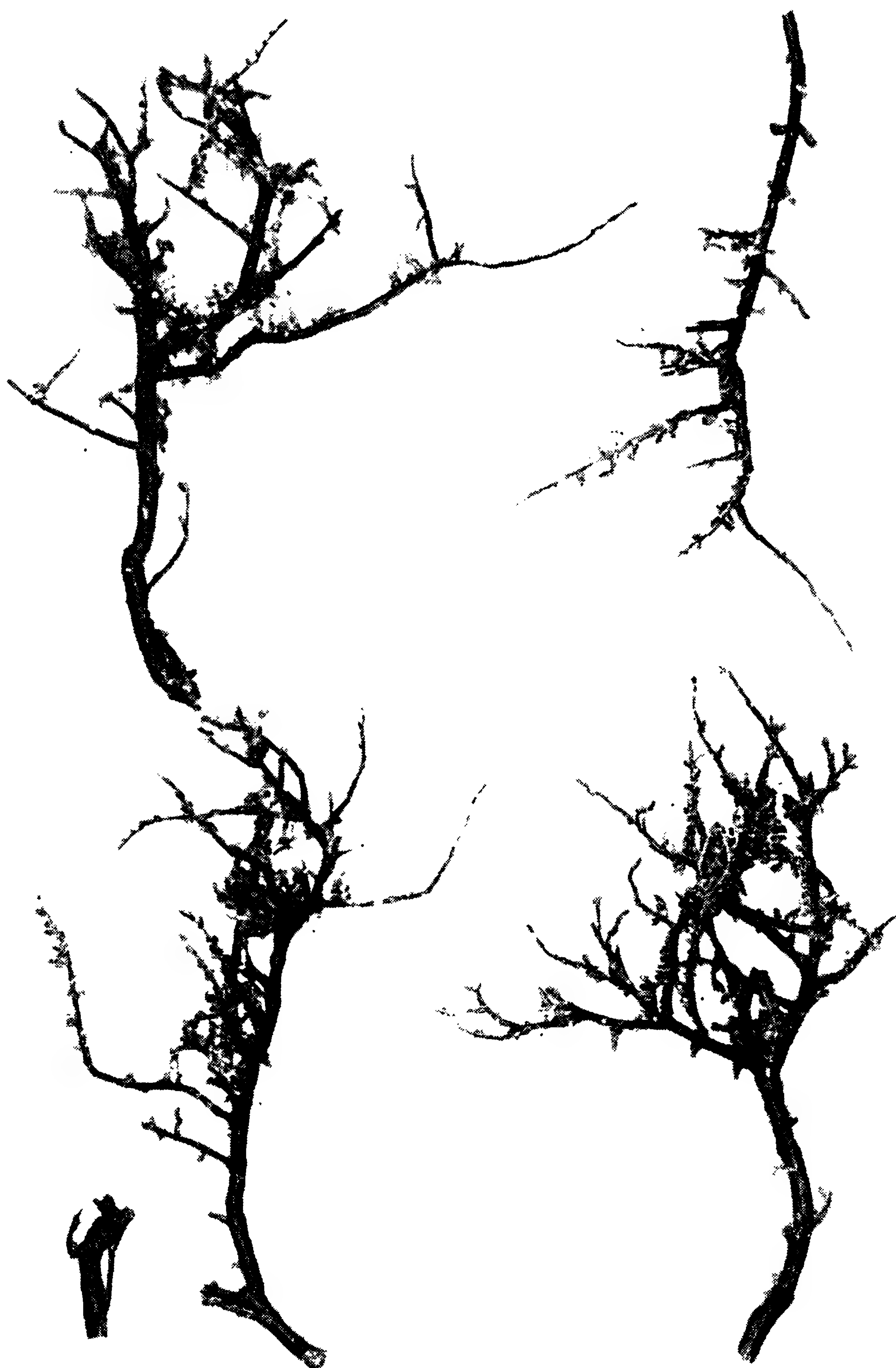


Рис. 36. *Tetraena mongolica* Max.

денцу (Neidenzu, 1895), 2 вида: *H. Shawiana* Hook. f. и *H. soongorica* (Pall.) Max. Однако С. Г. Горшкова считает, что это синонимы одного вида. Этот род распространен в северных пустынях Казахстана от Аральского моря до восточных границ СССР, а в пределах Центральной Азии

принимает видное участие во флорах всех ее пустынных районов (Джунгария, Кашгария, Монголия, Цайдам, Алашань, Ордос, Тибет, Каракорум и пограничные китайские провинции, например Ганьсу и Сычуань). Следовательно, род *Hololachne*, принимая во внимание и его близкие филогенетические связи с реомюрией, явно не центральноазиатского происхождения, как это будет видно из дальнейшего изложения.

Род *Reaumuria*, в который в последнее время С. Г. Горшкова (1949) включает род *Hololachne*, ныне насчитывает до 22 видов, распространенных в пустынях восточной части древнего Средиземноморья — от Египта и Сицилии до внутренних частей Центральной Азии. Только в пределах СССР этот автор насчитывает в нем 12 видов (один из них относится к *Hololachne*), в основном в Средней Азии. Во флоре Центральной Азии зарегистрировано до сего дня, кроме *R. (Hololachne) soongorica* (Pall.) Max., лишь 2 вида: *R. kaschgarica* Rupr. и *R. trigyna* Max. Первый вид является общим для Центрально-Тяньшаньской области Средней Азии и Кашгарии, Цайдама и Тибета. Это несомненный киргизо-центроазиатец. В пределах Центральной Азии отмечается его полиморфный характер. К. И. Максимович (1889б) устанавливает для него, кроме типа, две вариации, возможно молодые расы, из которых на этикетке одного экземпляра *R. kaschgarica* var. *Przewalskii* Max. он намечает оставшееся неопубликованным название — *R. Przewalskii* Max. n. sp. Второй вид *R. trigyna* Max., известный только в Алашани, является эндемичным центральноазиатским видом. Наибольшее количество видов сосредоточено в Передней Азии, особенно Иране. Ясно, что не может быть сомнения в аллохтонности реомюрии в составе флоры Центральной Азии.

Наиболее крупный род этого семейства гребенщик, или тамариск (*Tamarix*). Род ведет свое происхождение, очевидно, из литоралей Тетиса, распространенных от Атлантического океана и даже от прибрежий Великобритании (*T. anglica* Webb.) до литоралей Японии, с одной стороны, и центральноазиатских пустынь и ксерических областей Китая — с другой. Несколько видов имеется на литоралях юго-западной Африки. С. Г. Горшкова (1938, 1949) определяла общее количество видов этого рода вначале цифрой 95, а затем свела до 90, из них 28, по ее последним данным, произрастают в СССР, в том числе около 25 в Средней Азии. В Центральной Азии обитает не более 7 видов, в настоящее время критически еще не уточненных: *T. elongata* Ldb., протянувший свой ареал от пустынь Каспийского моря через всю Среднюю Азию в пределы Джунгарии, Кашгарии и юго-западной Монголии; *T. laxa* Willd., произрастающий от полупустынь Азовского моря через всю Среднюю Азию в юго-западную Монголию, Кашмир и Цайдам; *T. florida* Bge. — от Закавказья и Ирана до Кашгарии; *T. hispida* Willd. — от пустынь Каспийского моря до Кашгарии, Монголии и Ганьсу; *T. gracilis* Willd. — в полупустынях Казахстана от Каспия до Джунгарии; *T. leptostachys* Bge. — от пустынь Закаспия до Кашгарии; *T. ramosissima* Ldb., обладающий самым крупным ареалом, протянувшимся от восточной части Балканского полуострова и Передней Азии через всю Среднюю и Центральную Азию вплоть до пограничных провинций Китая, Ганьсу, Хэбэй, Шэньси (очевидно, включает ряд более мелких рас). Таким образом, из 7 приводимых для Центральной Азии видов до сих пор не отмечено ни одного эндемика.

Обратимся, наконец, к последнему роду тамарисковых — *Myricaria*, по количеству видов показывающему в сравнении с только что рассмотренными родами обратные соотношения. Род содержит около 10 видов, из них *M. germanica* (L.) Desv. обитает в горных областях Европы, про-

израстая по долинам рек; все остальные виды сосредоточены в Азии и особенно Центральной Азии. Наиболее широкий ареал имеет *M. alopecuroides* Schrenk. Она распространена от Нижнего Поволжья, Кавказа, Ирана, Афганистана, Белуджистана до северо-западной Индии и Средней Азии, а в пределах Центральной Азии известна всюду (Джунгария, Кашгария, Монголия, Цайдам, Ордос, Тибет и прилегающие провинции Китая — Ганьсу, Сычуань, Хэбэй, Шэньси); *M. elegans* Royle обитает в северо-западной Индии, Памире, Каракоруме, Кашгарии, Тибете и западных Гималаях; *M. squamosa* Desv. — от Кавказа до Тибета по южным горным группам; *M. longifolia* Ehrnb. — юг Восточной Сибири, северная и западная Монголия до Тянь-Шаня; *M. dahurica* (Willd.) Ehrnb. — юг Восточной Сибири и северная Монголия; *M. platyphylla* Max. растет в Алашани и Ордосе; *M. prostrata* Benth. et Hook. известна из горных стран Кашгарии, Тибета и северо-западной Индии; *M. pulcherrima* Batal. — из Кашгарии. Таким образом, мирикарии в Центральной Азии представлены почти всеми известными видами, причем средоточие их особенно отмечается по южной горной дуге, в ее наиболее западной части. Два вида, как указано выше, проходят по северной горной дуге, в пограничной с Сибирью области. Очаги развития рода связаны с горными узлами в области западных Гималаев и Памиро-Алайской горной системы. Виды мирикарий — типичные криоксерофиты. Очаг происхождения рода до детальной критической обработки недостаточно ясен. Во всяком случае, совершенно справедливо всеми признается, что род *Myricaria* в сем. тамарисковых самый молодой. Это хорошо подтверждается всей суммой фактов и прежде всего морфологией. Он относится к той же трибе *Tamariceae*, что и *Tamarix,* и отличается от последнего особенно хорошо сросшимися в трубку до половины или трех четвертей своей длины тычинками и пучками волосков семян, сидящими на ножке. Если бы мы стали искать среди мирикарий наиболее примитивные формы, то прежде всего они должны были быть выражены уклонениями от характерных указанных выше родовых черт в сторону рода тамарисков. По строению тычинок к таким уклоняющимся типам принадлежит *M. elegans* Royle. Нити тычинок у этого вида срослись лишь у основания, а пыльники продолговато-сердцевидные, но не почковидные, как у всех остальных мирикарий, и поэтому ближе по форме к тамарискам. Этот вид выделяется в особую монотипную секцию *Parallelanthera* Ndz. (Nidenzu, 1925). Ареал его находится в гималайско-памиро-алайском узле, т. е. в очаге видообразования рода. Очевидно, территория эта является и местом происхождения данного вида. Второй вид, который обнаруживает примитивные признаки, но уже в строении пучка волосков семени, — это *M. prostrata* Benth. et Hook. из секции *Renanthera* Ndz.; у него этот пучок сидячий, как у рода *Tamarix*, причем данный вид связан с тем же горным узлом.

Принимая все это во внимание, мы можем сделать наиболее вероятное предположение, что формирование криоксерофитного рода *Myricaria* происходило на базе более южного, истинно пустынно-литорального рода и затем в результате мощных третично-четвертичных поднятий на окраине двух крупных аридных областей Азии: Средней и Центральной. Отсюда, с одной стороны, виды распространились по южной гималайской горной дуге, проникли в смежные области Китая, с другой — меньшее количество видов по северной алтае-саянской горной дуге на восток, в северную часть Монголии. Наконец, третье возможное направление осуществлялось по горным группам на запад в Афганистан, Иран, Переднюю Азию, Кавказ до Европы в виде *M. germanica* (L.) Desv.

Резюмируя все сказанное о сем. тамарисковых, мы можем утверждать, что оно в своем поведении на территории Центральной Азии не отличается от всех выше рассмотренных пустынно-литоральных семейств. Оно не имеет ни в одном роде в пустынях этой страны очагов своего происхождения. Семейство это в целом пришелец или из пустынь запада, или с окраинных горных сооружений.

Во флоре Центральной Азии есть еще одно типичное пустынное семейство, по всей видимости еще домеловое, также представленное в пустынях Нового и Старого Света, но только в области флор Тетиса. Это *Ephedraceae* с одним родом — *Ephedra*. Пыльца эфедры известна из мелового периода (Заклинская, 1953). В этом убеждают не только палинологические данные, но и их филогенетическая давность как возможных предков покрытосеменных.

Итак, на основании анализа истинных пустынных и пустынно-литоральных семейств в пределах Центральной Азии, которые во всех крупных древних пустынях мира отображают своим реликтовым эндемизмом геологически давний путь формирования их пустынных флор, можно утверждать, что на интересующей нас территории нет ничего не вписанного природой оригинального (в смысле более крупных систематических объединений), что могло бы быть свидетелем исторически длительного развития центральноазиатской пустынной флоры. Здесь отсутствуют не только неповторимые в других пустынях мира семейства, подсемейства, трибы (колена), но даже роды, подроды и секции. И если бы пустынно-ксерические условия были развиты в Центральной Азии еще с мела, или в первой половине третичного времени, или даже в миоцене, как полагают М. Г. Попов, Е. П. Коровин и некоторые другие, придерживающиеся их концепции, то мы должны были бы прийти к выводу, что пустынная флора в этой стране в основе осталась почти неизменной с мела или эоцена, что она потеряла пластичность, что резкие климатические и геоморфологические перестройки этой территории за этот промежуток времени не имели влияния на эволюцию растительности, или же мы невольно должны признать, что в жизни пустынь произошли какие-то катаклизмы, уничтожившие старую пустынную флору, и на ее пепелище ринулись затем с окраин новые, более современные пустынные элементы, которые представляют их ныне в качестве юного, зачинающегося ксероморфного процесса филогенеза. Наконец, возможно предположить и третью вероятность, что пустыни здесь были развиты с конца мела или начала третичного периода, но что бессточные котловины Центральной Азии были до конца третичного времени настолько изолированы, что формирование пустынной растительности в этой стране шло не за счет типичных пустынных семейств мира, путь которым был прегражден с запада, а за счет выходцев с севера, востока и юга Азии. Первое предположение отпадает, как явно несостоятельное, противоречащее всем законам эволюции живых организмов, второе — невероятно по причине перманентного развития аридных условий в этой части Азии, а также потому, что высокие поднятия страны не могли привести к полному уничтожению прежней третичной пустынной флоры, о чем будет подробнее сказано ниже. Что касается последнего варианта, то он не оправдан геологической, в том числе и палеонтологической историей Центральной Азии и, во-вторых, он не снимает вопроса о наличии и в этом случае древних, хотя бы свойственных только этой части Азии, эндемичных семейств, подсемейств и т. д., но таковые (пустынные) также отсутствуют. Значит видимая молодость пустынной флоры Центральной Азии есть ее действительная молодость.

IV

Вполне естественно, что вновь формирующиеся пустынные территории при появлении открытых фитоценозов предоставляют известную возможность проникновения в них уже существующим ксерофитно-пустынным представителям, хотя такая иммиграция имеет ограниченное значение и нисколько не распространяется на целые флоры или их части, но лишь на отдельные виды. Источником ее, понятно, являются в первую очередь древние пустынно-литоральные семейства, населяющие ближайшие соседние области. Если соответствующие условия на опустынивающейся территории отсутствуют и страна вполне изолирована от остальных древних пустынь или литоралей, то происходит более длительный и сложный процесс перестройки местных флор, заканчивающийся выработкой своеобразных эндемичных семейств или подсемейств (в случае геологической длительности этого трансформизма), триб и родов на местном мезофильно-лесном, луговом или горно-альпийском флористическом материале. На открытых же территориях эти два процесса происходят одновременно, но только на последовательных этапах развития пустынной флоры. Первые этапы часто связаны с опережающей ролью первого процесса, т. е. завоевания «щелей» в новой территории представителями пустынно-литоральных семейств, как выпускающих уже более или менее готовую и приспособленную для жизни в новообразующейся ксерической области армию. Поэтому всегда в любых пустынях земли мы находим эти группы ксерофитов, суккулентов или галофитов. Чем древнее пустыни, тем шире и глубже заходит это формообразование, вычленяя своеобразные семейства, подсемейства, роды и т. д. из окружающих и местных в основе мезофильно-лесных флор. И, наоборот, чем моложе пустынные территории, тем меньшими таксономическими объединениями подчеркивается оригинальность данной ксерофитной флоры. Возьмем некоторые факты, иллюстрирующие эти связи в пустынной центральноазиатской флоре, чтобы тем вернее подойти к разрешению генезиса последней. Закономерности формирования пустынных флор на разных материалах одни и те же. Флора пустынь Мексики и юго-западных штатов США весьма почтенного возраста; в отношении покрытосеменной растительности она может быть определена меловым возрастом. Поэтому естественно ожидать, что, помимо богатого развития здесь типичных пустынно-литоральных семейств, как *Chenopodiaceae, Zygophyllaceae, Frankeniaceae,* мы находим в составе ее флоры эндемичное сем. *Fouquieriaceae,* филогенетически связанное с *Tamaricaceae;* сем. *Crossosomataceae*, выделившееся из подсем. *Spireoideae* сем. *Rosaceae*; сем. *Koeberliniaceae*, близко родственное, по А. Энглеру, сем. *Winteranaceae* и *Bixaceae,* а по Гильгу — *Capparidaceae,* а также многочисленные эндемичные ксерофитные роды кактусов; *Holacantha* из сем. *Simarubaceae, Olneya* из сем. *Leguminosae* и весьма многие другие. Что касается видов, то эндемики в них выражаются довольно внушительным числом.

Если теперь сопоставить эту картину с тем, что мы наблюдаем в пустынной флоре Центральной Азии, то сразу резко подчеркивается необычайная неоригинальность ее флористического состава. Эндемизм ее флоры очерчивается только небольшим количеством родов, формирование которых можно рассматривать в результате трансформизма тропических лесных флор, японско-китайской, а затем тургайской и т. д.

Однако И. М. Крашенинников (1921, 1946б) находит, что Центральная Азия представляет в отношении полыней довольно мощный видообразо-

вательный очаг. Это верно, но вопрос касается все же только видов или их серий. Мало того, типичный пустынный подрод *Seriphidium* рода полыней, столь богатой полиморфными циклами и сериями в пустынях Северной Америки, а также Передней и особенно Средней Азии, в Центральной Азии не играет никакой роли; он практически почти отсутствует, будучи представлен, согласно И. М. Крашенинникову (1921), только единицами видов. Сам автор подчеркивает, что представители подрода *Seriphidium* в Центральной Азии «играют ничтожную роль и отличаются небольшим систематическим разнообразием в противоположность Туранской низменности и окружающим пустыням, где этот подрод поражает исключительным полиморфизмом и имеет важнейшее значение в качестве эдификаторов и доминантов при построении растительного покрова на обширных территориях» (1946б, стр. 107). Значит и с этой стороны мы получаем подтверждение, что типично пустынная флора в Центральной Азии молода, что она не имела ранее условий для своего развития.

Если же мы обратимся к другим подродам полыней, как *Euartemisia*, *Abrotanum*, *Dracunculus*, то предстанем перед совсем противоположным явлением — большим видовым разнообразием в пределах Центральной Азии в каждом из этих подродов, как это установлено главным образом многочисленными работами И. М. Крашенинникова. Но, к сожалению, преждевременная смерть не позволила ему опубликовать монографию по роду *Artemisia,* так же как и начатый опыт филогенетического анализа последнего рода (1946б), которые дали бы нам возможность более детально подтвердить свои соображения в отношении последовательности видообразовательных этапов на аридных пространствах Центральной Азии и с этой стороны. Во всяком случае, мы можем констатировать, что виды полыней пустынного творческого процесса являются более молодыми и преемственно связанными с предшествующей им историей степного формообразования в условиях этой страны. Мы возьмем примеры из работ И. М. Крашенинникова, воспользовавшись его же толкованием внутрицикловых и внутрисериальных взаимосвязей между видами и направленности их видообразовательных процессов. Хорошо известно, что *Artemisia frigida* Willd. из подрода *Abrotanum* занимает видное место в фитоценозах степей юга Сибири, степей и полупустынь Монголии. В Гоби и других пустынях Центральной Азии она сменяется более молодым и производным видом, широко здесь развитым — *A. xerophytica* Krasch. Приведем, однако, подлинные слова автора последнего вида: «*A. xerophytica* Krasch. представляет сильно ксерофилизированный тип более широко распространенной *A. frigida* Willd., обитает в некоторых частях своего ареала вместе с этой последней в песчаных или галечных пустынях Монголии, Алашаня и Ордоса» (1922, стр. 26). Поскольку все формообразование рода полыней в ксерических условиях рассматривается И. М. Крашенинниковым как процесс ксерофилизации искони субтропически мезофильно-лесного рода, то создание крайних пустынных ксерофитных полыней представляется уже в виде последних звеньев этого творческого процесса, проходящего через лесных, лесостепных и степных представителей к самым молодым пустынным, каковой и является обсуждаемая *A. xerophytica* Krasch.

Еще рельефнее этот процесс подчеркивается автором на подроде *Dracunculus*. Своими корнями он, так же как и весь род, связан с мезофильно-лесной обстановкой муссонного климата тургайской флоры восточной и юго-восточной умеренной Азии и в фундаменте своем имеет наиболее древний цикл *Paleodracunculus*. Процесс перестройки искони

лесного цикла и его наиболее примитивных, по И. М. Крашенинникову, серий *Chinenses* Krasch., *Japonicae* Krasch., в лесостепных, степных и, наконец, пустынных обитателей происходил двумя основными морфолого-биологическими путями: по линии рассечения листовой пластинки и по линии сохранения цельнокрайной, но сокращенной пластинки. И тот и другой путь в формообразовании пустынно-степных полыней осуществляется в условиях Центральной Азии. Первое направление может иллюстрироваться здесь циклами: *Campestres* (одновременно лесным и степным) и типично пустынно-степным *Psammophilae*; второе, например, циклом *Stenophyllae*. Так, *A. commutata* Bess. из первого цикла, занимающая широкий ареал во всей Сибири (лесной, лесостепной и степной), так же как и в Монголии, в нагорно-ксерофитной обстановке южной Сибири и Центральной Азии распадается на 2 серии видов, которые автор склонен истолковать как адаптивные трансформации типа *A. commutata* Bess., приспособленные к обитанию в условиях большой сухости. Такова серия *Xylorrhizae* Krasch. с одним видом в восточной и центральной Монголии (*A. xylorrhiza* Krasch.) и серия *Pycnorrhizae* с двумя видами: *A. dolosa* Krasch. из Алтая, Прибалхашья и Хангая и *A. pycnorrhiza* Ldb. из Алтая и западной Монголии.

Более резкий пустынный характер приобретает цикл *Psammophilae*. Наиболее древней серией этого цикла И. М. Крашенинников считает серию *Songoricae* с видом *A. songorica* Schrenk, не продвигающейся на восток далее Джунгарии. Серия этого цикла *Variabiles* Krasch., протягивающаяся от Испании, заканчивается на востоке монгольским и алашаньским полупустынным и пустынным видом *A. xanthochroa* Krasch. Восточносреднеазиатская и центральноазиатская серия *Paucilobae* Krasch. содержит виды: *A. Wellbyi* Hemsl. et Pears. из Тибета и Кашмира, *A. Klementzae* Krasch. из песков северо-западной Монголии, *A. Saposhnikovii* Krasch. из каменистых склонов и галечников центрального Тянь-Шаня и *A. globosa* Krasch. из песков области озер северо-западной Монголии. Следующая серия, рассматриваемая как производная от первой в направлении дальнейшей ксерофилизации, — *Microlepideae* Krasch. с характерным видом *A. arenaria* DC., — на территории пустынь Центральной Азии дает свои эндемичные и приуроченные к пустынным пескам виды: *A. sphaerocephala* Krasch. из Монголии, Алашани и Ордоса и *A. ordosica* Krasch. из Ордоса.

То же направление ксерофилизации в видообразовательных процессах центральноазиатских полыней можно указать и для цикла *Stenophyla* в сериях *Eudracunculi* Krasch. и *Glaucae* Krasch., которые, по тому же автору, представляют две параллельные ветви, развившиеся самостоятельно из более примитивной восточнокитайской серии *Subdigitatae* в основе лесного цикла *Paleodracunculi*. Из них первая, менее ксерофилизированная, с такими видами, как *A. dracunculus* L. (лесной, степной и полупустынный тип) и *A. changaica* Krasch. (южностепной и полупустынный), встречающимися в Монголии. Вторая серия — *Glaucae* Krasch. является более ксерофилизированной. Наиболее распространенный ее вид — *A. glauca* Pall., занимает степи южной Сибири и северной Монголии. В северо-восточном Китае (Хэбэе) и до юго-восточной Центральной Азии (окраина Ордоса) растет близкий горностепной вид — *A. Giraldii* Pam., а в пустынно-степных нагорьях Центральной Азии (Кашмир) — *A. Thomsoni* C. Clarke как дальнейшее производное указанной серии. Отмечу, что по И. М. Крашенинникову видовая дифференциация в сериях *Eudracunculi* и *Glaucae* протекала уже в период конца кайнозоя.

Принимая во внимание все сказанное о видообразовательном процессе в полынях в пределах Центральной Азии именно в аспекте ксерофилизации этого рода, следует отметить, что виды пустынные являются более молодыми и производными от степных и горно-степных. Степной формообразовательный процесс в этом роде на территории Центральной Азии есть процесс, предшествующий пустынному биоморфогенезу в этой стране. Логически это приводит к предположению, что пустынно-ксерический климатический режим — явление, в условиях этой страны более геологически (да и абсолютно) молодое, чем степной климат. Если это верно для полыней, то верно и для других примеров.

Описанный недавно И. М. Крашенинниковым (1946а) новый род *Stilpnolepis* из песков крайнего предела Центральной Азии (Алашань и Ордос), занимающий систематически вместе с родами *Crossostephium* и *Filifolium* средние звенья в ряду *Artemisia—Tanacetum,* не представляет для нас сейчас возможности какого-либо толкования без решения в целом сложнейшей проблемы происхождения всех этих родов, так же как и рода *Pyrethrum.*

Известно, что в последнее время П. П. Поляков (1955) установил, кроме уже существующих близких к полыням родов *Artemisiastrum, Picrothamnus, Crossostephium, Vesicarpa* и др., еще ряд новых, а именно *Ajania* с видами: *A. Pallasiana* P. Pol. (*Artemisia Pallasiana* Fisch ex Bess.) — жителя скальных местообитаний в лесных областях Охотского края, Сахалина, Японии; *A. leontopodioides* P. Pol. (*Art. leontopodioides* Fisch ex Bess.) с Камчатки, побережья Берингова моря и Курильских островов; *A. furcata* P. Pol. (*Art. furcata* M. B.) — в тундрах Восточной Сибири и в Алашани; *A. insulana* P. Pol. (*Art. insulana* Krasch.) — с побережья Берингова моря и Командорских островов; *A. senjavinensis* P. Pol. (*Art. senjavinensis* Bess.) — также с побережья Берингова моря, о-вов Аракамчечен и Сенявин; *A. glomerata* P. Pol. (*Art. globularia* Chamiss. ex Bess.) — из каменистых тундровых побережий северо-восточной Сибири, Аляски и островов Берингова моря; *A. manshurica* P. Pol., произрастающий в Приморской области по р. Суйфун; *A. junnanica* P. Pol. — в провинции Юньнань в высокогорной области; *A. Potaninii* P. Pol. (*Tanacetum Potaninii* Krasch.) — по горным склонам в Ганьсу; *A. salicifolia* P. Pol. (*Tanacetum salicifolium* Mattf.) — из провинций Ганьсу и Сычуань; *A. Przewalskii* P. Pol. — из Алашаньских гор; *A. fastigiata* P. Pol. (*Art. fastigiata* C. Winkl., *Tanacetum fastigiatum* Krasch.) — низкогорья Тянь-Шаня, Памира, западного Китая; *A. fruticulosa* P. Pol. (*Tanacetum fruticulosum* Lbd.) — из Восточного Казахстана и западного Китая. Другим новым родом этого автора является *Neopallasia* с видом *N. pectinata* P. Pol. (*Art. pectinata* Pall.), произрастающим в пустынных степях Центрального Тянь-Шаня, в горах Тарбагатая и в Монголии. Одновременно П. П. Поляков установил род *Hyppolitia* с видами: *H. achilleoides* P. Pol. (*Tanacetum achilleoides* Turcz.) из степных и пустынно-степных каменисто-щебнистых склонов гор Монголии и Алашани и *H. gobica* P. Pol. из подобных же местообитаний Монголии. Последним описанным им родом является *Kaschgaria* с видом *K. Komarovii* P. Pol. (*Tanacetum Komarovii* Krasch.) из каменисто-щебнистых полупустынь и пустынь Восточного Казахстана, Джунгарии и северо-западной Монголии. И. М. Крашенинников (1946а) относил этот вид вместе с *Tanacetum brachanthemoides* (Winkl.) Krasch. к особой серии *Semiaridae* рода пижмы.

Эти новые роды весьма близки к полыням или пижмам, а также к родам *Pyrethrum* и *Brachanthemum,* как видно из только что приведенных

примеров. П. П. Поляков считает род *Ajania* весьма древним, но как бы то ни было, виды этого рода хорошо иллюстрируют их биоморфогенез от литоралей, каменистых местообитаний гор лесной зоны и высокогорного пояса к молодым аридным видам степей и пустынь Центральной Азии. Это еще раз подтверждает выдвинутое мною выше положение о направлении аридизации литоральных, горнолесных видов через степные элементы к формированию пустынных видов при наступлении пустынного режима в



Рис. 37. *Cymbaria dahurica* L.

Центральной Азии. Однако вопрос о филогенетических взаимосвязях в пределах всех указанных родов требует еще большой и углубленной работы, так же как и выяснение последовательности этапов проникновения указанных видов в глубь пустынной Азии одновременно с вычленением этих новых родов из местных флор.

Иллюстрацией большой древности степной флоры Центральной Азии являются некоторые эндемичные роды. К таким прежде всего необходимо отнести род *Cymbaria* с видом *C. dahurica* L. (рис. 37), произрастающим в Монголии и пограничных степях южной Сибири, и *C. mongolica* Max. из Монголии и Ганьсу. Согласно исследованиям М. В. Клокова (1935), этот род, так же как и степной южноукраинско-донской *Cymbochasma*, палеопонтического возраста, и еще более ксерофитный ирано-закавказско-среднеазиатский *Bungea*, стоящий, по этому автору, филоге-

нетически ближе к *Cymbochasma*, своими корнями уходят в северокитайские мезофильные роды *Monochasma* и *Siphonostegia*, относящиеся к трибе *Rhinantheae*. М. В. Клоков считает, что из упомянутых трех ксерофитных родов наиболее примитивным является *Bungea*, но последний скорее можно рассматривать как наиболее ксерофилизированный. Естественно, что поскольку исходными родами являлись мезофильные северокитайские, то уже хотя бы в силу этого древнейшими из этой группы родов необходимо считать роды *Monochasma* и *Siphonostegia*, а производными — род *Bungea* с видами *B. trifida* (Vahl.) С. А. М. из пустынь Закавказья, Ирана и Передней Азии и *B: vesiculifera* (Herd.) Schischk. из аридных склонов гор и пустынь Средней Азии. Степной же вид *Cymbaria dahurica* L. — более молодой по сравнению с восточноазиатскими, но более примитивный, чем палеопонтический *Cymbochasma borysthenica* (Pall.) Klok. et Zoz.

Возможно, что подобным же образом ведут себя и роды: *Coluria* с двумя видами — *C. geoides* (Pall.) R. Br., произрастающим на каменисто-степных и горно-степных склонах южной степной Сибири и северной Монголии, и *C. longifolia* Max. — высокогорный вид Ганьсу; *Dontostemon* с несколькими видами, из которых *D. perennis* (Stend.) С. А. М. и *D. micranthus* (DC.) С. А. М. выходят за пределы Центральной Азии в степи южной Сибири; *Chiasospermum*, без достаточного основания за последнее время сливаемый с *Hypecoum* и также выходящий в пограничные южносибирские степи; *Schizonepeta* с таким же приблизительно распространением; *Tugarinowia* из сложноцветных, установленный мною (1928) для гор Нарынхара из Орокнорской котловины, возможно также есть реликт этих доисторических своеобразных степей; *Chamaerodos* с несколькими видами. Род *Caragana*, обильный видами и в своем дальнейшем историческом развитии ушедший до Передней Азии и Балкан, сформировался также, нужно думать, в связи с установлением степного центральноазиатского режима, хотя корни его возникновения как рода могут быть и более глубокими. Наконец, в отношении злаков совершенно справедливо замечает Е. М. Лавренко (1942), что в формировании ковылей-волосатиков ряда *Capillatae* центральноазиатский степной очаг сыграл основную роль, так как из 8 видов этого ряда четыре: *Stipa grandis* P. Smirn., *S. attenuata* P. Smirn., *S. densiflora* P. Smirn., *S. decipiens* P. Smirn. — принадлежат этому последнему. А. А. Юнатов (1950) и В. И. Грубов вместе с первым автором (1952) также отводят известную роль ковылям-волосатикам и в пустынях Монголии. К этому очагу Е. М. Лавренко причисляет равным образом оформление ксерофилизированных представителей *Helictotrichon*. Вполне вероятно, что и род *Timouria*, как его понимал Р. Ю. Рожевиц (1928), в его подвергшемся изменению содержании (когда он влил в него второй вид), описанный Гичкоком в виде особого рода *Psammochloa* (*P. mongolica* Hitchc.), должен быть причислен к этому же очагу.

Выяснение древних степных элементов центральноазиатской флоры не входит в нашу задачу, и поэтому я не останавливаюсь на разборе этих примеров более детально. Моей целью сейчас было доказать, что степной эндемизм в этой флоре, питавшийся в значительной степени за счет тургайской лесной флоры и горноальпийских флор, более глубокий и более древний, чем пустынный, что степной период в жизни Центральной Азии предшествовал пустынному.

Весьма своеобразным эндемичным монотипным родом для пустынь Центральной Азии является *Potaninia* с видом *P. mongolica* Max., произрастающим в пустынях и отчасти пустынных степях Монголии в виде

небольшого кустарника и по внешности напоминающим какой-то карликовый вид *Dasiphora*. А. А. Юнатов (1950) указывает, что этот оригинальный кустарничек (рис. 38) в пустынных степях и пустынях появляется при поверхностной опесчаненности среди борбудургановых фито-

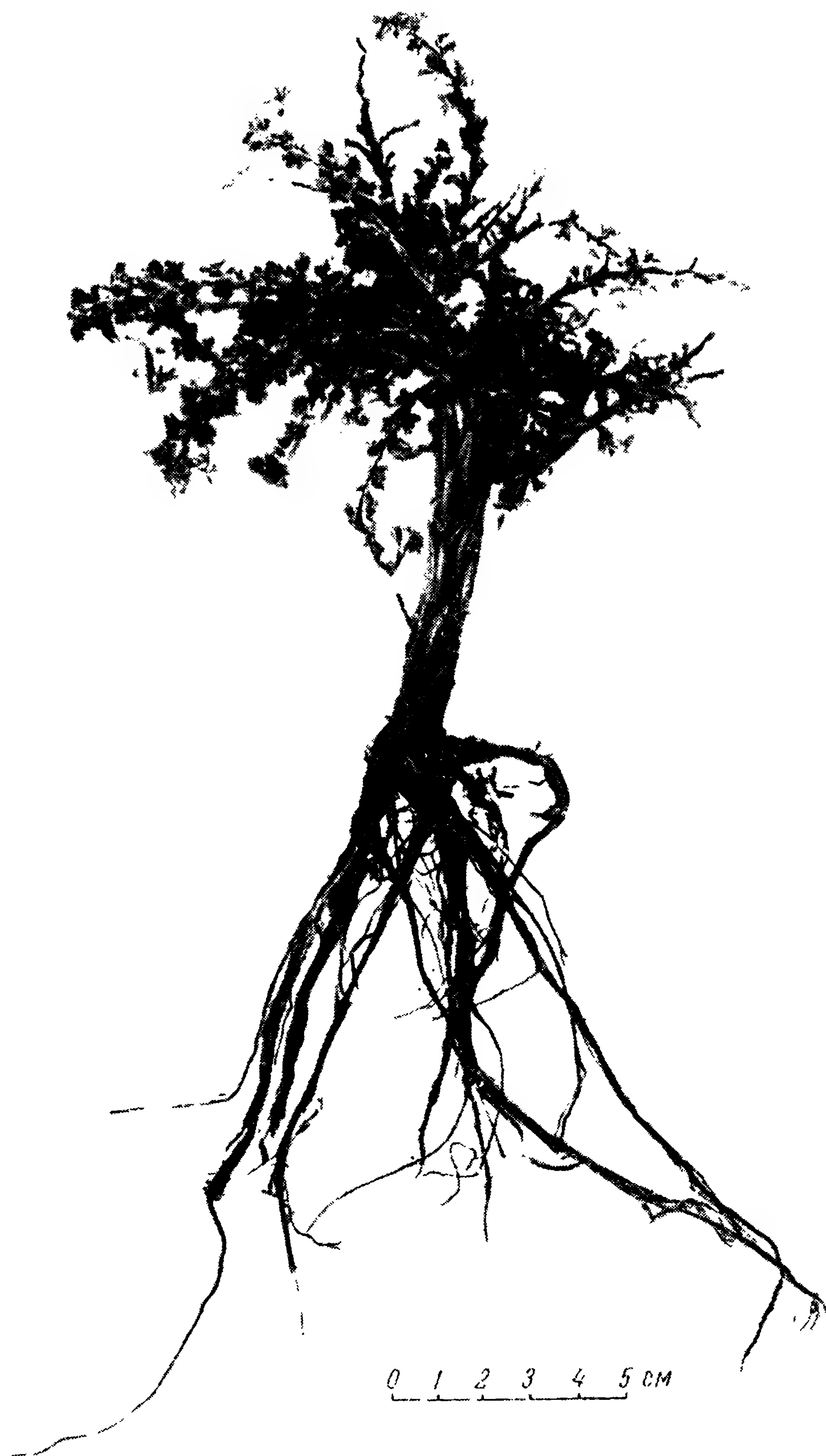
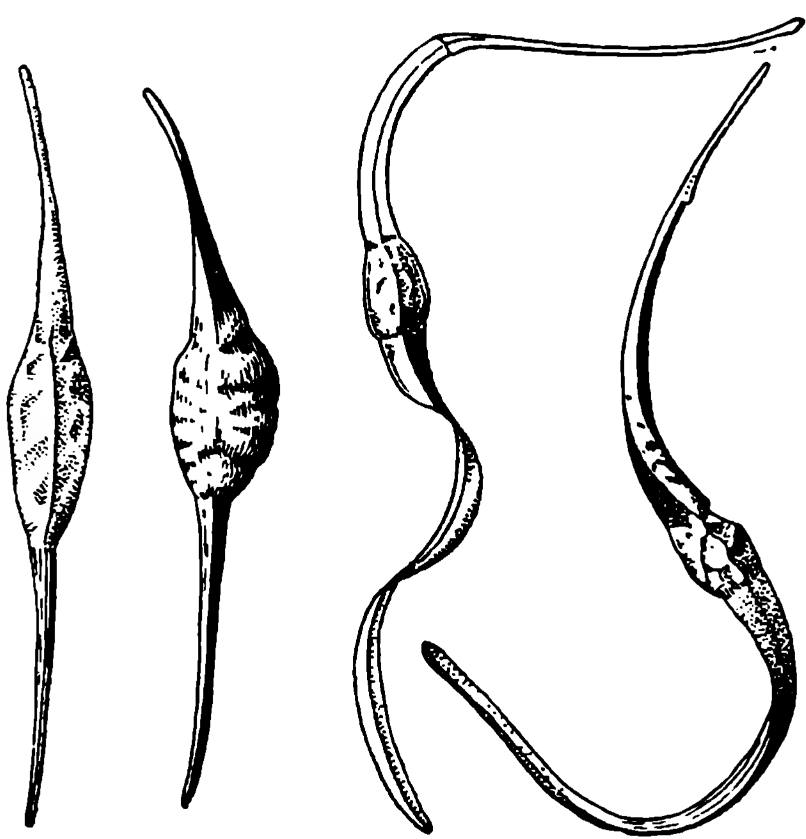


Рис. 38. *Potaninia mongolica* Max.

ценозов в качестве эдификатора (стр. 105). В зоне пустынь, по тому же автору, поверхностное опесчанивание каменисто-щебнистых почв приводит к появлению потанинии (стр. 113, 177, 188). В. И. Грубов (1955) также связывает ее обитание в пустынях Монголии с маломощными песками, но отмечает ее и для щебнистых пустынь и галечниковых русел сайров (стр. 174). По К. И. Максимовичу (1881), этот род обладает

трехчленными чашечкой и венчиком, одним центральным волосистым пестиком с базилярным столбиком и одной семяпочкой. Генетически наиболее родственным родом к потанинии Максимович считает *Purshia* из пустынь Северной Америки. Однако В. И. Грубов (1955) сближает потанинию с кустарником южноафриканских пустынь *Cliffortia* из трибы *Sanguisorbeae* (стр. 34). Пока вопрос остается не решенным.

Другим родом с недостаточно ясным происхождением необходимо считать кинжальник *Pugionium* из сем. крестоцветных, относящийся, по Прантлю (Prantl, 1891) и В. Л. Комарову (1932), к трибе (колену) *Malcomiinae*. Однако он имеет много общих черт с монотипным родом серпоносиком — *Spirorhynchus,* близким к свербиге (*Bunias*), с единственным видом *S. sabulosus* Kar. et Kir. (рис. 39) — растением песчаных пустынь, распространенным от Ирана до Прибалхашья.


Рис. 39. Стручки *Spirorhynchus sabulosus* Kar. et Kir. (по «Флоре СССР», т. VIII, 1939).

В работе Прантля род *Spirorhynchus* включен в субтрибу *Sisymbriinae* трибы *Sinapeae*, а род *Pugionium* — в субтрибу *Malcolmiinae* трибы *Hesperideae*, но отнесение этих близких родов так же искусственно, как и разделение по этим трибам двух филогенетически близких родов *Sisymbrium* и *Erysimum*. Также мы не можем согласиться и с Шульцем (Schulz, 1936), который относит род *Spirorhynchus* к трибе *Euclidieae*, а род *Pugionium* к субтрибе *Isatidinae* трибы *Lepideae*, хотя оба рода имеют ряд общих существенно важных черт, как, например, тип зародыша. Кроме того, два рассматриваемых рода обладают следующими общими морфологическими признаками: оба рода имеют вздутую чашечку, стручочки голые, нераскрывающиеся, сетчато-морщинистые, почти ячеистые, крылатые, зрелые односеменные, со сходной экологией и географически сближенные. Однако имеется и ряд некоторых отличий, на которых я не останавливаюсь. Известно, что псаммофиты ввиду своеобразия условий обитания в сыпучих песках часто морфологически обособлены. В. Л. Комаров это также относит и к роду *Pugionium*, считая, что его происхождение еще недостаточно выяснено. Всех видов в роде ныне насчитывается пять, и все — центральноазиатские растения сыпучих пустынных песков. К. И. Максимович (1880) относит этот род к трибе *Isatideae*, может быть это более верно; тем самым кинжальник сближается и с серпоносиком. В. Л. Комаров дал обзор всего рода и изобразил в особой таблице формы их оригинальных стручков (рис. 40), явно приспособленных к разносу ветрами, свирепствующими в Центральной Азии. Все виды представляют биологический тип перекати-поля. Эти виды следующие: *P. cornutum* Gärtn. (рис. 41) из Ордоса; *P. dolabratum* Max. из Наньшаня, *P. cristatum* Kom. из Монголии, *P. calcaratum* Kom. из Алашани и *P. pterocarpum* Kom. из западной Монголии. В. Л. Комаров полагает, что «происхождение *Pugionium* от крестоцветных Джунгарии более чем вероятно» (стр. 724). Все рассмотренные факты невольно останавливают внимание на серпоносике как предполагаемом родиче кинжальника.

Кроме того, во флоре Центральной Азии имеется еще ряд элементов, которые по своей природе чужды как пустыням, так и степям. Они указывают еще на какие-то пути в осуществлении аридизации растительности,

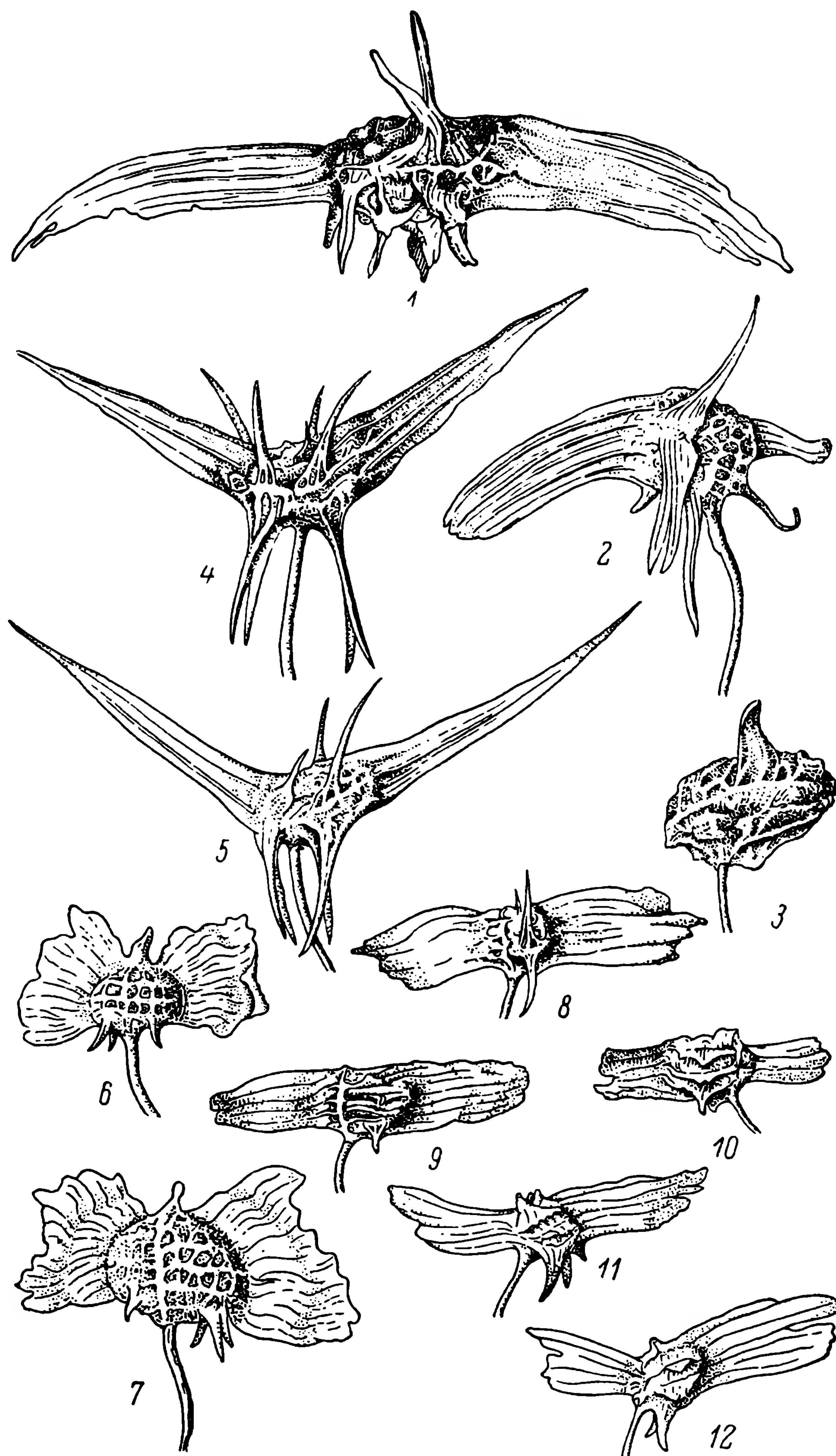


Рис. 40. Плоды (стручки) центральноазиатских видов рода *Pugionium*.

1—3 — *P. calcaratum* Kom.; 4—5 — *P. cornutum* Gärtn.; 6—7 — *P. pterocarpum* Kom.; 8—9 — *P. dolabratum* Max.; 10—12 — *P cristatum* Kom. (по В. Л. Комарову).

которые давно ею изжиты и предшествовали этим двум периодам ее жизни. Об одном таком растении мы имели уже случай упоминать, когда касались разбора пустынно-литорального сем. *Zygophyllaceae*. Этот род *Tetraena*, оказавшийся принадлежащим к сем. мальпигиевых, но представленный ныне одним ксерофитным видом. Мы с полной убежден-

ностью причисляем его к палеогеновым реликтам древнейшей аридной флоры Центральной Азии, переживавшей тогда саванновый период.

Вторым таким родом может быть *Piptanthus*, содержащий всего 3 вида вечнозеленых кустарников: один — *P. nepalensis* D. Don., из уме-



Рис. 41. *Pugionium cornutum* Gärtn.

ренного пояса Гималаев, где он растет в разреженных дубовых лесах с подлеском из рододендронов, остальные два с разорванными ареалами — в ксерофитных условиях Центральной Азии. Из них наиболее известен *P. mongolicus* Max. (рис. 42), растущий на песках, иногда на глинистой почве в Алашани и Ордосе. Наконец, третий вид обнаружен М. Г. Попо-

вым в Кашгарии — *P. nanus* M. Pop. По В. Л. Комарову (1933), род *Piptanthus* принадлежит «к одной из наиболее древних групп среди мотыльковых, именно к колену подалириевых, большинство родов которой распространено в тропиках и субтропиках» (стр. 59). Только род *Thermopsis* из этой группы идет далеко на север. В. Л. Комаров предполагает, что в доледниковое время пиптантус был значительно шире распространен на всем протяжении Центральной Азии, но начавшееся усыхание последней сократило площадь его обитания и привело ныне к трем видам с разорванными ареалами. По К. И. Максимовичу, этот род весьма близок к калифорнийскому *Pickeringia*.



Рис. 42. *Piptanthus mongolicus* Max.

По В. И. Грубову (1955), эти два монгольских вида пиптантуса близки к капскому роду *Podalyria* и, по его мнению, вероятно, относятся к особому роду (стр. 34). Будущий анализ покажет точное их систематическое положение. Все факты говорят о том, что это наследие тропической стадии развития флоры саваннового периода растительности, почти уничтоженной и в единичных свидетелях приуроченной к редким местонахождениям южной окраины Центральной Азии.

Третьим таким родом является *Incarvillea*, относящийся к тропическому сем. *Bignoniaceae*, содержащий около 8—10 видов, достаточно еще критически не проработанных. Все виды этого рода не лесные, они распространены от пустынь до альпийских высот и всегда связаны с открытыми местообитаниями. В Центральной Азии вплоть до Монгольского Алтая по каменистым местообитаниям в пустынные области проникает *I. Potaninii* Batal. (рис. 43), довольно обычная в гобийской пустыне.

В Алашани, Ганьсу и Шэньси на песчаных и глинисто-каменистых почвах по южным солнцепечным склонам гор растет *I. Przewalskii* (Bat.) Iljin comb. nov., описанный А. Ф. Баталиным (1895) как вариетет, вид, очень близкий к полиморфному *I. variabilis* Bat., встречающемуся в во-



Рис. 43. *Incarvillea Potaninii* Batal.

сточном Тибете, северной Сычуани и западном Ганьсу. А. Ф. Баталин в своем обзоре этого рода к группе видов с односторонне по брюшному шву открывающейся коробочкой относит еще однолетний вид *I. sinensis* Lam., попадающийся на песчаных субстратах, в степных и пустынных местах, часто на обработанных почвах и в качестве сорняка в Алашани, Ордосе, восточной Монголии (недалеко от Калгана), а также в китайских про-

винциях Хэбэе, Маньчжурии вплоть до Тихого океана и в западном Ганьсу. Последний вид, который относится к этой группе (секция *Euincarvilleae* Bat.), — *I. Olgae* Rgl., встречается в нагорно-ксерических условиях на каменистых местах Памиро-Алая.

Вторая группа видов с вполне двустворчатой коробочкой объединяет виды (секция *Pteroscleris* H. Baill.): *I. lutea* Bur. et Franch. из Юньнани;



Рис. 44. *Caryopteris mongolica* Bge.

I. Beresovskii Bat. из Сычуани, *I. Delavayi* Bur. et Franch. из Юньнани, где она по известковым скалам достигает высоты 2000—3000 м; *I. principis* Bur. et Franch. из восточного Тибета и *I. compacta* Max., самый крупный и красивый вид из Тибета, Сычуани и Ганьсу, где он по скалам взбирается даже до альпийских высот.

Широко распространенный в степях и пустынях Монголии, Ордоса и Алашани, красиво цветущий (с характерным запахом) кустарничек

Caryopteris mongolica Bge. (рис. 44), произрастающий на песках и щебнистых местообитаниях, относится к тропическому сем. *Verbenaceae*. Это единственный истинно аридный представитель этого рода, так далеко проникающий на север в сердце пустынь Центральной Азии. Остальные виды этого рода сосредоточены главным образом в пограничных провинциях Китая, причем отдельные из них обитают уже в почти тропической обстановке, избирая все же в качестве своих местообитаний известняки и другие каменистые субстраты с открытыми типами растительности. По Мольденке (Moldenke, 1942), можно полагать, что всех видов этого рода насчитывается около 12—14, причем, кроме вышеупомянутого вида, известны следующие: *C. tangutica* Max. из восточного Тибета, Сычуани и Ганьсу; *C. Forrestii* Diels. из Тибета, Сычуани и Юньнани; *C. parvifolia* Bat. из восточного Тибета и Ганьсу; *C. glutinosa* Rehd. из Сычуани; *C. terniflora* Max. из Ганьсу, Юньнани, Цзяньсу, Шэньси и Хубэя; *C. trichosphaera* W. W. Sm. из Юньнани; *C. siccanea* W. W. Sm. из Юньнани; *C. odorata* (Hamilton) B. L. Robinson из Кашмира, Пенджаба, Непала, Сиккима, Юньнани; *C. nepetaefolia* (Benth.) Max. из Шэньси, Цзяньсу, Хубэя, Чжецзяна и Аньхуэя; *C. grata* Benth. из Непала; *C. Wallichiana* Schau из Гималаев; наиболее широко распространены *C. divaricata* Max. из Шэньси, Хубэя и даже Японии и Тайваня и особенно *C. incana* (Thunb.) Miq. из Ганьсу, Сычуани, Цзяньсу, Хубэя, Хэнани, Чжецзяна, Аньхуэя, Гуандуна и Японии (очевидно, японские и китайские экземпляры относятся к разным видам); *C. paniculata* C. B. Clarke дальше всех проникает в область тропической флоры от Юньнани и Гуэнчжоу до Тайланда.

Род *Caryopteris* относится к особому подсем. *Caryopteridoideae* сем. *Verbenaceae*, заключающему еще ряд родов — *Glossocarya*, *Verengevillea*, *Peronema*, *Petraeovitex*, *Hymenopyramis*, все более южного распространения вплоть до Индонезии и даже северной Австралии. Род *Caryopteris*, возможно, является более молодым, сформировавшимся в условиях увеличивающейся аридности климата, нашедшим крайне ксерофитное выражение в виде *C. mongolica* Bge. Наиболее близки к последнему виды *C. tangutica* Max., *C. parvifolia* Bat., *C. terniflora* Max. и *C. incana* s. l.

Виды центрального Китая явно ксерофитные, с мелкими листьями, по морфологии близко стоят к *C. mongolica* Bge. Они объединяются обычно в секцию *Mastacanthus* Briq. Наоборот, виды чисто тропические морфологически резко отграничены от указанной группы; они крупнолистные, с своеобразными соцветиями, например *C. paniculata* C. B. Clarke, и составляют особую секцию *Pseudocaryopteris* Briq. *C. mongolica* Bge. мы также, следовательно, можем относить к той свите растений, которые выделяем как древних свидетелей в современной центральноазиатской пустыне саванновых ландшафтов палеогена.

V

Весь фактический материал, приводимый в этой работе из различных областей знаний, — геоморфологического, геологического, палеоботанического, зоогеографического характера, почерпнутый из различных литературных источников, — а особенно проведенный флористический анализ главным образом пустынных элементов Центральной Азии невольно ставят перед нами ряд общих вопросов, касающихся не только этой территории, но и соответствующих типов флор других континентов; при этом должны быть учтены как более общие закономерности развития флор, так и специфические для каждой из них.

Одно из существенных положений, которое в данный период развития флористики еще дискуссируется, это характер флорогенеза от одного типа флор к другому. По существу здесь мы можем отметить три направления, которые пропагандируются современными флористами. Первое из них стоит на точке зрения широких миграций не только отдельных видов, но и целых флор. Наиболее крупными представителями этого направления были В. Л. Комаров, А. Н. Криштофович, М. Г. Попов, а также Е. П. Коровин, Е. М. Лавренко и ряд их последователей, за рубежом А. Энглер и его приверженцы. Другое, противоположное, направление рассматривает смены флор в различные периоды жизни Земли в основном как процесс флорогенеза на основе перестройки местных флор (in situ). У нас зачинателем этого взгляда был А. Н. Краснов (1888), который в своей прекрасной работе о развитии флоры Восточного Тянь-Шаня на многих страницах убедительно изложил свою точку зрения. А. Н. Бекетова (1896) также можно причислить к сторонникам этого взгляда. Спустя некоторое время, в течение которого миграционная теория вытеснила это плодотворное направление, под воздействием значительной массы фактов при исследовании изменчивости флор советские флористы все больше начинали переходить на позицию А. Н. Краснова. Это хорошо подчеркивается в последних работах М. М. Ильина, Ан. А. Федорова, В. Н. Васильева, А. И. Толмачева и др. Однако мы не можем абсолютно отвергать миграции. Примеры таких миграций, происходящих на наших глазах при попустительстве человека или преднамеренно при интенсивной культуре на больших площадях целых стран отечественных или зарубежных полезных растений и сопровождающих эти культуры сорняков, довольно многочисленны (*Elodea canadensis* Rich. в Евразии, *Matricaria matricarioides* Porter. там же, *Halogeton glomeratus* C. A. M. в США, *Corispermum declinatum* Steph. из Китая через Сибирь в Европу, многие сорняки риса и т. д.). Кроме того, такие миграции происходят и естественно, без вольного или невольного участия человека, например по литоралям, пескам или через открытые фитоценозы, и, наконец, в период постепенной замены флор, когда становление новой флоры еще не закончилось, а прежняя начала угасать; при этом наиболее приспособленные к складывающейся, отличной от прежней, среде и в то же время пластичные в смысле биоморфогенеза растения проникают из соседних флор через флористические, фигурально выражаясь, «щели». Такие примеры были нами указаны при анализе пустынной флоры Центральной Азии. Не может быть, конечно, никакого сомнения, что целые флоры или их значительные «потоки» не могли передвигаться на большие расстояния. Последнее направление, вернее эклектическое собрание соображений, по всей вероятности является не до конца продуманным итогом еще не изжитых теорий недалекого прошлого. Лично я сам еще лет десять тому назад грешил в этом отношении. Как нелегко перейти на новые, более отвечающие действительности, теоретические позиции, показывает ряд работ последних лет.

Весьма симптоматично развитие взглядов на происхождение пустынных флор Центральной Азии. М. Г. Попов, стоящий на точке зрения широких миграций целых потоков флор и необычных гибридизаций представителей этих потоков, указывал, что пустынная флора Средней и Центральной Азии, так называемая древнесредиземноморская, объясняется инвазией южноафриканской флоры Вельвичии в эти территории и дальнейшему скрещиванию с элементами флоры Гинкго. Он полагал, что возникновение этих пустынных флор восходит к верхам мела или началу

третичного периода (1927). В отношении древности пустынной флоры Средней Азии это может быть и верно, но только по отношению древнего Киргизского материка, но не Центральной Азии. Впрочем, в одной из дальнейших своих работ М. Г. Попов (1940), признавая центральноазиатскую ксерофитную флору крайне обедненным производным своей древнесредиземноморской флоры лишь как ее провинцию, тем самым уже изменяет свой ранее высказанный взгляд на ее древность. В 1946 г. А. А. Юнатов, в общем, присоединяется к мнению этого автора, что наиболее древними флористическими элементами Монголии (верхний мел—эоцен) являются пустынные мигранты африканских пустынь, в настоящее время подвергшиеся сильному регрессу. Еще в 1950 г. А. А. Юнатов упоминает о существовании особого центральноазиатского «центра», впрочем подчеркивая, что наиболее древними его элементами были пришельцы из области древних африканских пустынь (флора Вельвичии М. Г. Попова) в период формирования в Монголии пустынных условий. Однако упоминаемые им роды и виды, характеризующие этот центр, или весьма молодого геологически возраста (полыни, житняки и др.), или относятся к другим, более далеким очагам формирования, представленным в Центральной Азии прогрессивными видами (терескен, цимбария и др.). А. А. Юнатов выдвигает в качестве такого самого древнего представителя пустынь мигранта африканских пустынь *Zygophyllum xanthoxylon* Max., причем подчеркивает, что такого рода представители единичны, так как они подверглись сильному регрессу. К сожалению, нет упоминания о причинах и времени регресса древних элементов центральноазиатских пустынь. Нельзя не согласиться с этим автором, что в Монголии было несколько очагов развития ее флоры; я бы сказал, что это касается и всей Центральной Азии и пустынной ее флоры и растительности в частности. В. И. Грубов в совместной статье с А. А. Юнатовым (1952) и в отдельной работе (1955) совершенно правильно полагает, что ныне нельзя более настаивать на том, что флора Монголии есть результат всецело миграционных потоков представителей окружающих стран, но необходимо ее рассматривать в основном как самобытную. Хотя неоднократно оба эти автора в совместной работе на разных страницах упоминают о «мощных миграционных потоках из соседних флористических областей» (1952, стр. 54, 56 и др.), однако взаимосвязь флоры Центральной Азии и в особенности Монголии с западными и восточными мезофильными флорами понята ими совершенно правильно. Мне кажется только, что эта самобытность пустынной флоры Монголии и всей Центральной Азии не восходит к мелу, как считает В. И. Грубов (1955). Свои представления в этом отношении я изложил еще в 1948 г. в докладе на совещании по истории флоры и растительности, проделав анализ этой флоры, который ныне представляю в этом труде. Самобытность флоры Азиатского материка, конечно, восходит не только к мезозою, а может быть, и к более древним геологическим периодам Ангариды и Палазии. И. А. Ефремов (1954) на основании палеонтологического изучения захороненных животных выдвигает положение, что Центральная Азия представляет весьма значительный очаг развития наземной жизни еще с мезозоя и даже палеозоя, оказавший большое влияние на формирование фаун всех других континентов. На стр. 24 своей работы он подчеркивает, что «развитие наземной жизни на Азиатском материке будет прослежено еще глубже во времени и окажется, что некоторые „гондванские", пермские формы растений, земноводных и пресмыкающихся возникли в центре Азиатского материка». Но, с другой стороны, основываясь на большом фактическом мате-

риале, этот автор совершенно правильно признает, что пустыни не могли возникнуть ранее четвертичного периода. Если в нижнемеловое время уже доказано существование на территории Центральной Азии развития гилейных тропических лесов, то логически даже нельзя представить себе, чтобы в верхнем мелу была развита флора пустынь, хотя с этого периода наступило начало континентального режима, но с широким развитием болотистых лесов прибрежных низменностей (стр. 19), лагунами с динозаврами, крокодилами и т. д. и открытыми «сухими» пространствами (стр. 20). Можно себе представить, что с позднего мела, палеоцена и нижнего эоцена леса постепенно претерпевали аридизацию от тропических гилейных, в основе вечнозеленых лесных массивов, проходя через стадию лесов типа цагаянской и тургайской флор. Но последние леса типа «сухих лесов» (Ефремов, 1954, стр. 22) перемежались с травянистыми пространствами. В палеоцене появляются первые млекопитающие, а в нижнем эоцене

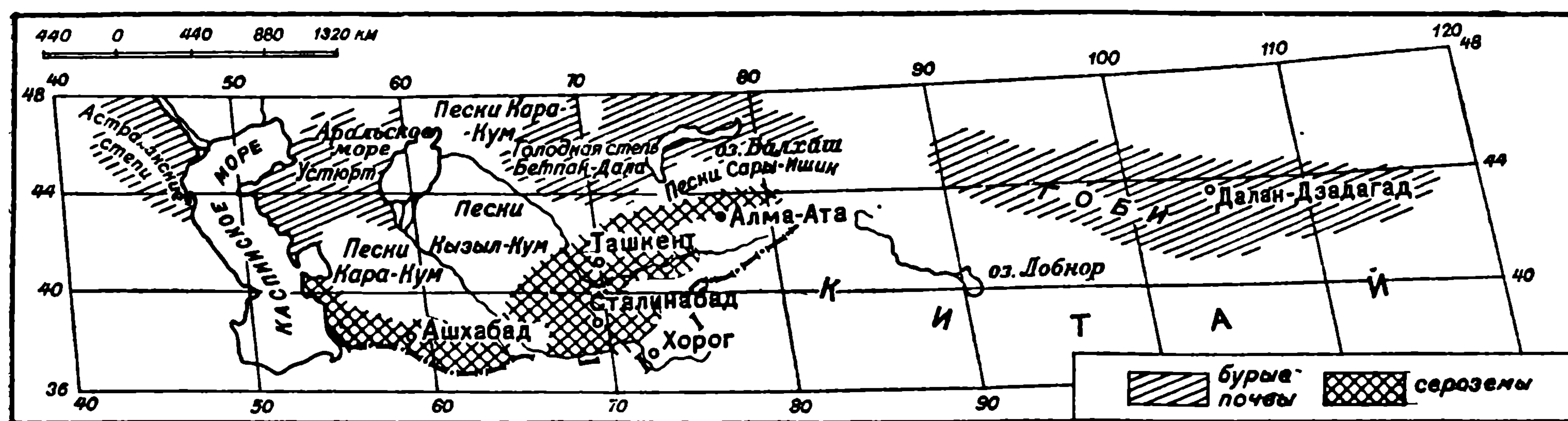


Рис. 45. Распространение бурых почв и сероземов в Средней Азии и в гобийской пустыне (по Н. Д. Беспалову).

получает сильное развитие лесная фауна млекопитающих. В позднем эоцене парнокопытные занимают ведущее положение. В олигоцене, в период развития индрикотериевой фауны, еще существовали леса тургайского типа, но с открытыми аридными пространствами. Таким образом, с верхнемелового периода началось разрежение лесных массивов и в дальнейшем появление саванн от тропических в позднем мелу до цагаянских и тургайских в палеогене. В миоцене и плиоцене в Центральной Азии уже широко господствовали степные фитоценозы типа прерий с гиппарионовой фауной.

Ряд авторов, как ранее мы указывали, считает, что погребенные гипсоносные почвенные горизонты в гобийской пустыне являются следствием пустынного режима, как это и свойственно пустыням и полупустыням Средней Азии как в зоне бурых почв, так и сероземов. Однако Н. Д. Беспалов (1951) полагает, что в гобийской пустыне сероземы, всегда связанные с южными пустынями вне Центральной Азии, в Монголии отсутствуют и заменяются здесь бурыми почвами (рис. 45), но лишенными гипсовых горизонтов, а наличие ниточных, червеобразных или крупных кристаллов гипса наблюдалось лишь в солонцах и иногда солончаках (стр. 209). Существование двухъярусного погребенного гумусного горизонта в бурых почвах гобийской пустыни он, в противовес Б. Б. Полынову и И. М. Крашенинникову (1926), объясняет не историческими причинами, а современными процессами разложения корневых систем.

П. Н. Овчинников (1955) в своей достаточно насыщенной идеями работе высказывает ряд положений, с большинством которых нельзя не согласиться, но они обычно мало подтверждены фактами, хотя, надо полагать, таковые у автора имеются. Он развивает выдвинутые положения не

всегда последовательно; нередко они уже достаточно известны, а часто совсем не соответствуют фактам. Прежде всего это касается возраста пустынь Центральной Азии. На стр. 111 П. Н. Овчинников категорически утверждает, что «палеофитологические факты показывают односторонность и ошибочность господствующего представления о третичной аридности Средней, да и Центральной Азии». Однако все факты говорят о неправильности такого суждения. Аридность Центральной Азии с верхнемелового периода доказана различными специалистами на несомненных феноменах. Автор прав только в том случае, когда он делает вывод, что для Центральной Азии нет никаких данных считать развитие пустынь для верхнего мела (стр. 120). Но это давно доказано многими работами, как было изложено в начале этой статьи. Грешит против всех фактов, например, такое ничем не оправданное утверждение, что тургайская листопадная флора не только в Средней, но и в Центральной Азии, пройдя с севера и северо-востока, заняла территорию последней до Гималаев и удерживалась там в течение всего плиоцена, а может быть, и раннего плейстоцена. Ссылка на В. М. Синицына (1949) несостоятельна, так как он имеет в виду только последние этапы усыхания этой территории — неоген и четвертичный период. В неогене, по последнему автору, была развита степь. В. М. Синицын, по существу, касается образования пустынь, но не вообще усыхания, хотя он часто употребляет этот не совсем точный термин, связывая увеличение аридности Центральной Азии с последними поднятиями окружающих ее гор и появлением сибирско-монгольского сухого антициклона, причем особенно фиксирует свое внимание на последней истории широкого развития пустынь не только от вышеуказанных причин, но и от деятельности человека. Приводя в подтверждение своего взгляда о развитии лесов тургайского типа вплоть до плейстоцена свидетельства ископаемой «флоры Куча» как поздних этапов эволюции этих лесов, П. Н. Овчинников делает новую ошибку. «Флора Куча» свидетельствует о наличии тугайной растительности и тех представителей, которые и ныне развиты на территории Центральной Азии, но в несколько отличных видах, как тополь, вяз, таволга, розы, клен, волоснец, рогоз (за исключением желтой кувшинки, ныне отсутствующей или пока не отмеченной). И в данное время можно наблюдать, например в пойме р. Урала, проходящей в зоне полупустынь, пойменные леса, в которых, кроме ив и тополей, встречаются низкорослые вяз, липа и дуб, а в низовьях р. Волги (на территории полупустыни) к такого же типа лесам присоединяется еще и клен. Не представляют исключения и некоторые другие долины рек. Но разве это аргумент в пользу существования лесов тургайского типа в пустынях Центральной Азии до плейстоцена? Конечно, это было бы правильно, если предположить, хотя бы для Средней Азии, что эндемики крупного систематического ранга пустынных флор, на основе полтавской и тургайской флор в плейстоцене, в период образования пустынь, чудесным образом в самый короткий срок дали жизнь новым подсемействам (*Spirolobeae*, *Nitrarioideae* и др.), а также многим своеобразным родам, которые я здесь не упоминаю ввиду их громадного количества. Однако этот автор именно так представляет себе указанный процесс для туранских пустынь.

Пустыни Средней и Центральной Азии разновозрастны, как это показано в произведенном здесь анализе центральноазиатской пустынной флоры, да и в более ранних наших работах (1947). Каждая из этих территорий имеет свою собственную историю, а поэтому представление П. Н. Овчинникова об одинаковой эволюции флор этих областей не может

быть принято. Не в пользу этого взгляда говорят факты, приводимые в связи с вопросом о формировании пустынных почв в работе Н. Д. Беспалова (1951), а также следующее заявление В. А. Обручева (1947): «Изучение впадин Центральной Азии имеет большое значение и для познания Средней Азии, составляющей продолжение первой в пределах нашего Союза и также содержащей костеносные молодые отложения, кое-где обнаруженные. Но в Средней Азии морское покрытие с перерывами продолжалось местами до второй половины третичного периода, а молодые движения, поднимавшие цепи Тянь-Шаня и Памиро-Алая, были гораздо сильнее» (стр. 35—36). Высказывания П. П. Сушкина (1925) также напоминают о разнице этих двух флор, но на основании данных орнитологии: «В китайской Чжунгарии формы пустынной фауны — центральноазиатские, а формы иных экологических типов — афгано-туркестанские; пустынная фация сюда явно пришла со своими формами, надвинувшись в область иной фауны и более плодородного ландшафта. В северо-западную Монголию пустыня также пришла поздно; пустынные эндемики ее все подвидового значения, следовательно возникшие недавно; хорошо обособленные пустынные типы — все широкораспространенные, пришлые» (стр. 78). Близкие рассуждения им приводятся и на стр. 80. Приведу еще мнение В. Г. Гептнера (1945), который подчеркивает, что «намечается довольно явственная связь Джунгарии с Казахстаном, бо́льшая, чем фаунистическая общность с Монголией» (стр. 25). В. И. Грубов (1955) полагает, что «в ботанико-географическом отношении он (Синьцзян, — *М. И.*) принадлежит к Джунгаро-Туранской провинции, так как во флоре и растительности его господствуют элементы этой последней. Восточная часть провинции, собственно Джунгария, хорошо отграничена с севера южным скатом Русского и Монгольского Алтая, а с юга Тянь-Шанем» и т. д. Не буду более умножать число цитат других авторов, а свой взгляд мной уже давно высказан, подчеркну лишь, что условия всей среды в Средней и Центральной Азии в геологическом пробеге времен были существенно разные; отрезок Тетиса надолго задержался в третичный период в Средней Азии, а море из Центральной Азии ушло в перми. Каспийское море — этот небольшой остаток Тетиса, и поднятие с севера (Тянь-Шань) и юга (Гималаи) высоких горных сооружений, имеющих в своей основе еще палеозойско-мезозойское ядро древних хребтов, обеспечило существование пустынной флоры с верхов мезозоя. Вся Передняя Азия и северная Африка, особенно Египет и Ливия, представляют пустыни, не отгороженные от моря хребтами, и на ее литоралях и суше до сих пор можно наблюдать процесс видообразования новых видов.

Мы не имеем возможности останавливаться на этой большой проблеме, требующей особого изучения и, кроме того, имеющей уже большую литературу, подчеркивающую значительную древность пустынных флор и фауны этих территорий. Укажу только на весьма интересную работу В. Г. Гептнера (1945), изложенную кратко ранее в нашей статье, чтобы обратить внимание теперь лишь на одно выдвинутое им положение. Этот автор полагает, что следует изъять из литературы понятие древнего Средиземноморья, так как оно неверно отображает происхождение пустынной фауны, следовательно и флоры. Такой пустынной фауны, единой и одновременной по своему происхождению, от северной Африки до Центральной Азии (Великий пояс пустынь этого автора) не существовало. По его мнению, были лишь отдельные очаги пустынного формирования организмов, уже выше мною упомянутые, между которыми происходил в

разные периоды геологической истории обмен. Можно присоединиться к утверждениям автора, что были и существуют ныне самостоятельные очаги пустынного биоморфогенеза фаун и флор, в большей или меньшей мере обменивающиеся своими представителями, а также, что лучше называть эти отдельные пустынные территории не центрами, а очагами, поскольку термин «центр» как-то суживает понятие о площади происхождения фаун и флор и дает пищу теории широких миграций. Однако понятие о древнем восточном Средиземноморье, выдвинутое М. Г. Поповым, с нашей точки зрения следует удержать, так как в Великом поясе пустынь Палеарктики эти несомненные очаги пустынь находились в тесном взаимодействии, постоянном обмене. Центральная Азия из этих очагов была самая обедненная.

Признавая начало формирования пустынной флоры чуть ли не с плейстоцена на основе лесных флор тургайского и полтавского типа, П. Н. Овчинников противоречит себе, когда утверждает, что такой род, как *Haloxylon*, филогенетически молодой, как приуроченный к пескам пустынь, далеко не всегда связан с ними (с джангалами в его терминологии). В полной мере это относится лишь к одному виду — *H. persicum* Bge., тогда как *Calligonum*, *Lycium*, *Nitraria* и другие являются в Средней Азии потомками древней палеогеновой флоры. Автор пытается отвергнуть их вообще аридный характер в прошлом на том основании, что ныне они представлены ксерофитными видами, а в прошлом они могли быть морфологически и экологически иными. Но это также давно принципиально известное положение, которое я лично в 1941 г. развивал на видах рода *Galium* из секции *Cruciata*, на некоторых видах рода *Dentaria* и на роде *Brunnera*, а Лемермайр (Lämmermayr, 1923) на одном виде — лесном орешнике (*Corylus avellana*), а также целый ряд других авторов. Но четыре указанных П. Н. Овчинниковым рода, как роды, а иногда и как семейства, связаны на всех континентах только с аридными и литоральными местообитаниями. Без глубокого флористического анализа, не подходя в каждом отдельном случае индивидуально, нельзя делать голословных заключений. Совершенно верно утверждает автор, что флористический состав пустынь в разные периоды разный. Он приписывает М. М. Ильину признание изменения видового состава флоры при неизменности ксерофитной пустынной природы растений. Это говорит лишь о незнании ряда его работ, в которых приводился взгляд на флору пустынь как на разновозрастное образование (1947, 1949, 1950 и 1948, последняя совместно с А. Н. Криштофовичем), в которую входили переработанные представители и лесных флор и искони аридных. Извечные аридные флоры были, хотя П. Н. Овчинников не согласен с этим, придерживаясь уже достаточно устаревшего взгляда, что все искони исходило от дерева, леса. Все, что не укладывается в эту освященную традицией схему, каковы бы ни были факты, он безапелляционно отвергает без всякого флористического анализа, намекая, например, на сем. маревых, некоторые представители которого доходят до Белого и Балтийского морей. Отсюда он делает вывод, что это семейство не может играть исключительную роль в формировании пустынь (стр. 113). Так можно утверждать только при абсолютном незнании фактов или если закрывать на них глаза.

Этот автор правильно делает упор на самобытность флор и в том числе пустынных, что они есть не результат широких миграций, а образование на основе перестройки иных местных флор. Однако он непоследова-

телен и на ряде страниц отмечает их широкие миграции. Эта несомненно интересная работа П. Н. Овчинникова, насыщенная оригинальными суждениями, не совсем последовательная и грешащая недостоверным фактическим материалом, требует особого рассмотрения, поэтому на всех его положениях нет смысла пока останавливаться, поскольку такая полемика загромоздила бы наши основные выводы.

Последнее, на чем следовало бы остановиться, — это на утверждении некоторых авторов — сторонников существования древних мезозойских пустынь Центральной Азии, что обедненность флоры объясняется поздним поднятием этой территории, уничтожившим бóльшую часть древних эндемов пустынь. Тем более не имеют никакой убедительности утверждения, что флора пустынь Центральной Азии — древнейшая в Палеарктике, что она центр происхождения и развития этой флоры на материке Евразии, откуда дала основные миграционные потоки на запад — в направлении Африки, и на восток — в Америку, но что впоследствии под влиянием суровых условий, связанных с поднятием страны, она была нацело уничтожена (Коровин, 1935). Такие катастрофы на протяжении перманентно развивающегося с мела и до современности аридного климата, приводящие к полному уничтожению одной ксерофитно-пустынной флоры и замене другой, без какой-либо филогенетической преемственности невероятны. Анализ флоры пустынь мира показывает, что, несмотря на все колебания в движениях экватора в течение мезозоя, третичного и четвертичного периодов, т. е. больших колебаний климатов от умеренных до тропических широт, эндемизм их древних пустынно-литоральных семейств остается в силе. Какая же причина могла уничтожить все следы когда-то развитой здесь пустынной флоры? Таковой причиной могла быть лишь одна: ее смена резко мезофильно-лесной, если она произошла на всем пространстве этой территории. Но этого, как мы знаем, как раз не было. По крайней мере с мела там господствовал аридный климат. Флора имела полную возможность трансформироваться, даже при наступлении суровых ксерических условий. Поднятие страны не могло привести к таким результатам, во-первых, потому, что оно не было повсеместным, как иллюстрируют это и нынешние Турфанская или Люкчуанская впадины, отмечаемые даже отрицательными отметками над уровнем моря или не достигающие абсолютно крупных высот, как Цайдамская впадина и т. д.; во-вторых, эта флора могла отступить в сравнительно теплые окраины Центральной Азии, как Ордос или Алашань, и пограничные провинции Китая, как Ганьсу, Сычуань, Шэньси, где имеются и ныне все условия (хотя бы на фрагментарных территориях) для убежищ пустынно-ксерофитной растительности и где у последних имеются и ныне далеко выдающиеся южные форпосты среди уже лесной субтропической растительности. Наконец, в-третьих, просто невозможно вообразить в условиях перманентности развития аридного климата полное физическое уничтожение растительных организмов даже при сплошном поднятии страны. По крайней мере, известная часть последних при наступлении этих суровых криоксерических условий должна трансформировать, дать новообразования, сохранив при этом в качестве реликтов тип в виде рода, подсемейства и т. д., так как в самом деле там, где это имеет место, такое явление наблюдается. Например, такие роды, как *Microgynoecium* или *Myricaria* — нагорно-ксерофитные эндемики, существуют на высоких поднятиях, однако их пустынно-литоральные прародители в процессе третично-четвертичных орогенетических процессов не только не были уничтожены, но даже трансформировали в новые роды. Типичный род гипсоносных

пустынь — *Hammada*, протянувший свой ареал от Испании и Марокко до северо-западной Индии, был захвачен могучим поднятием гималайского горного сооружения, и сейчас мы можем наблюдать в нем как бы процесс трансформизма в новый род, его дивергенцию на две родовые ветви в месте их рождения, так сказать in statu. Хорошей иллюстрацией этого являются такие виды, как *H. Thomsonni* (Bge.) Iljin из Тибета или *H. kashgarica* Iljin из северо-западных Гималаев, поднятых ныне на высоту свыше 1500 м над ур. м. Итак, мы отбрасываем как неоправдан-



Рис. 46. Кактус *Trichocereus*, растущий в высокогорьях Анд недалеко от Сант-Яго в Чили (по Маршалу и Боку).

ную всей суммой обстоятельств версию о каком-то пустынно-ксерофитном древнейшем флористическом ядре Центральной Азии, впоследствии уничтоженном нацело. Его просто не было. Еще одним подтверждением высказанного взгляда является приводимая фотография высокогорной части Анд вблизи вечных снегов с особым видом кактуса из рода *Trichocereus* (рис. 46), относящегося к семейству, все происхождение которого связано с аридными территориями.

Наконец, укажем, что близкий пример мы имеем в занятых флорой пустынь высоких поднятиях северного и центрального плато Мексики и других аридных территориях, отмеченных 1000—2400 м над ур. м. Сюда относятся районы Сонора, Чиуауа, Синалоа, Коауила, северная зона центрального плато Мексики. Несмотря на такие поднятия, аридные, в том числе пустынные флоры, развитые еще в мезозое [см. хотя бы по карточкам изменения абриса пустынь в различные периоды мезозоя и третичного периода у Бекеберга (Backeberg, 1942, 1944)], при формировании

высоких нагорий не потеряли своего высокого эндемизма. Так, Сервантес Либрерия (Cervantes Libreria, 1945) пишет, что в пустынях Синалоа и Сонора обитают многочисленные роды и виды кактусов, агав, фукиерий, акаций, заросли ксерофитных кустарников «чаппаралей», а пустыни мексиканского Техаса близки по флоре пустыням США (Техас, Аризона, Нью-Мексико), область же центрального плато Мексики с растительностью сухих субтропиков населена многими видами ксерофитных злаков, юкками, фуркройями, агавами, разными родами кактусов, многими ксерофитными сложноцветными (стр. 262—264).

Флора пустынь Центральной Азии должна быть еще глубже изучена, прежде чем будет точно датировано начало образования пустынь и аридного режима в Центральной Азии. Мы по мере возможности представили свой вариант аридизации этой части Азии, не претендуя на незыблемость всех своих положений. Они основаны на литературных источниках по возможности всех соприкасающихся областей знаний, а главным образом на флористическом анализе.

ЛИТЕРАТУРА

Базилевская Н. А. (1921). Общий обзор сем. *Frankeniaceae* Азиатской флоры. Бот. мат. Герб. Гл. бот. сада, 2, 9—10.

Баранов В. И. (1932). Земледельческие районы на юге Кобдоского аймака Западной Монголии. Тр. Монгольск. комисс. АН СССР, № 4, Л.

Баталин А. Ф. (1895). Synopsis specierum generis *Incarvillea* Juss. Notae de Plantis Asiaticis, LXXII—LXXXIX. Acta Norti Petrop., XIV, I.

Бекетов А. Н. (1896). География растений. Очерк учения о распространении и распределении растительности на земной поверхности. СПб.

Беляева Е. И. (1937). К характеристике фауны млекопитающих северо-западной Монголии. Тр. Монгольск. комисс. АН СССР, № 33, вып. 9.

Беспалов Н. Д. (1951). Почвы Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольск. комисс. АН СССР, вып. 41.

Бобров Е. Г. (1946). Об азиатских видах рода *Nitraria* L. Сов. бот., XIV, 1.

Бобров Е. Г. (1949). Род *Peganum*. Флора СССР, т. XIV, изд. АН СССР.

Борисова А. Г. (1949). Род *Zygophyllum*. Флора СССР, т. XIV, изд. АН СССР.

Воейков А. И. (1895). Метеорологические наблюдения Н. М. Пржевальского. СПб.

Гептнер В. Г. (1945). Пустынно-степная фауна Палеарктики и очаги ее развития. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., Отд. биолог., т. L, вып. 1—2.

Горшкова С. Г. (1923). Обзор видов рода *Reaumuria* L. азиатской флоры России. Бот. мат. Герб. Гл. Бот. сада РСФСР, IV, 15—16.

Горшкова С. Г. (1938). Обзор видов рода *Tamarix* L. СССР. Бот. мат. Герб. БИН АН СССР, VII, 4.

Горшкова С. Г. (1949). Сем. *Tamaricaceae*. Флора СССР, т. XV, изд. АН СССР.

Грубов В. И. (1955). Конспект флоры Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольск. комисс. АН СССР, вып. 67.

Грубов В. И. и А. А. Юнатов (1952). Основные особенности флоры Монгольской Народной Республики в связи с ее районированием. Бот. журн., т. XXXVII, № 1.

Грумм-Гржимайло Г. Е. (1933). Рост пустынь и гибель пастбищных угодий и культурных земель в Центральной Азии за исторический период. Изв. Гос. Геогр. общ., т. LXV, вып. 5.

Ефремов И. А. (1949). Предварительные результаты работ I Монгольской палеонтологической экспедиции АН СССР 1946 г. Тр. Монгольск. комисс. АН СССР, вып. 38.

Ефремов И. А. (1954). Палеонтологические исследования в Монгольской Народной Республике (предварительные результаты экспедиций, 1946, 1948, 1949 гг.). Тр. Монгольск. комисс. АН СССР, вып. 59.

Ефремов И. А. (1955). Захоронение динозавров в Нэмэгэту (южная Гоби, МНР). Вопр. геол. Азии, т. II, изд. АН СССР, М.

Заклинская Е. Д. (1953). Материалы к истории флоры и растительности палеогена северного Казахстана в районе Павлодарского Прииртышья. Тр. Инст. геолог. наук АН СССР, сер. геолог., вып. 141 (№ 58).

Ильин М. М. (1928). Новый род сложноцветных из Монголии *Tugarinovia*. Изв. Гл. Бот. сада АН СССР, XXVII, 3.
Ильин М. М. (1932). *Camphorosmeae* Центральной Азии. Изв. Гл. Бот. сада АН СССР, XXX, 3—4.
Ильин М. М. (1936а). Сем. *Chenopodiaceae*. Флора СССР, т. VI, изд. АН СССР.
Ильин М. М. (1936б). К систематике рода *Suaeda* Forsk. и трибы *Suaedeae* Rchb. Сов. бот., № 5.
Ильин М. М. (1937). К происхождению пустынь Средней Азии. Сов. бот., № 6.
Ильин М. М. (1944). Нитрария и происхождение флоры пустынь. Природа, № 5—6.
Ильин М. М. (1946). Некоторые итоги изучения флоры пустынь Средней Азии. Мат. по ист. флоры и раст. СССР, вып. 2.
Ильин М. М. (1947). Флора литоралей и пустынь в их взаимосвязях. Сов. бот., № 5.
Ильин М. М. (1949). Флора пустынь Центральной Азии, ее происхождение и этапы развития. Ботан. журн., т. XXXIV, 1.
Ильин М. М. (1950). Природа пустынного растения (эремофита) в свете растениеводческого познания пустынь. Сб. «Пустыни СССР и их освоение». М.—Л.
Ильин М. М. (1951). Род *Tetraena* и его систематическое положение. Тр. Томск. гос. унив., т. 116.
Ильин М. М. (1955). Новые виды сем. *Chenopodiaceae* из Центральной Азии. Бот. мат. Герб. БИН АН СССР, т. XVII.
Ильин М. М. и А. Н. Криштофович (1948). Проблема истории флоры и растительности на Всесоюзном ботаническом съезде. Бот. журн., т. XXXIII, 1.
Калинина А. В. (1954). Стационарные исследования пастбищ Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольск. комисс. АН СССР, вып. 60.
Клоков М. В. (1935). Про родову самостійність *Cymbariae borysthenicae* Pall. Учені зап. Харк. держ. унів., № 3.
Козлов П. К. (1923). Монголия и Амдо и мертвый город Харахото. Пгр.
Козлов П. К. (1927). Три года по Монголии и мертвый город Хара-хото. М.—Л.
Козлов П. К. (1928). Краткий отчет Монголо-Тибетской экспедиции Русского географического общества в 1923—1926 гг. Л.
Козлов П. К. (1947). Монголия и Кам. ОГИЗ.
Комаров В. Л. (1908). Введение к флорам Китая и Монголии. Тр. Гл. Бот. сада, XXIX, 1.
Комаров В. Л. (1920). Ботанические маршруты важнейших русских экспедиций в Центральную Азию. 1. Маршруты Н. М. Пржевальского. Тр. Гл. Бот. сада, XXXIV, 1.
Комаров В. Л. (1928). Ботанические маршруты важнейших русских экспедиций в Центральную Азию. 2. Маршруты Г. Н. Потанина. Тр. Гл. Бот. сада, XXXIV, 2.
Комаров В. Л. (1932). Род *Pugionium* Gärtn. и видообразование в экологической группе псаммофитов. Изв. Гл. Бот. сада АН СССР, XXX, вып. 5—6.
Комаров В. Л. (1933). О вечнозеленом монгольском кустарнике пиптантус. *Pipthantus mongolicus* Max. Бот. журн., т. XVIII, 1—2 .
Коровин Е. П. (1935). Очерки по истории развития растительности Средней Азии. 1. Пустыня Бетпакдала (Центральный Казахстан). Бюлл. САГУ, вып. 20, № 4, Ташкент.
Краснов А. Н. (1888). Опыт истории развития флоры южной части Восточного Тянь-Шаня. Зап. Русск. геогр. общ., т. XIX, изд. Акад. Наук.
Крашенинников И. М. (1921). К систематике рода *Artemisia* L. Естественные циклы рас и видов секции *Seriphidium* Русского Туркестана. Бот. мат. Герб. Гл. Бот. сада РСФСР, 2, 45—48.
Крашенинников И. М. (1922). Новые виды рода *Artemisia*, ч. 2. Бот. мат. Герб. Гл. Бот. сада РСФСР, 3, 5—7.
Крашенинников И. М. (1946а). Новые сложноцветные. Бот. мат. Герб. БИН АН СССР, т. IX, 4—12.
Крашенинников И. М. (1946б). Опыт филогенетического анализа некоторых евразиатских групп рода *Artemisia* L. в связи с особенностями палеогеографии Евразии. Мат. по ист. флоры и раст. СССР, вып. 2.
Криштофович А. Н. (1930). Заметка о растительных отпечатках из окрестностей озера Ихэ-Тухум-Нора в Монголии, собранных почвенно-географической экспедицией 1926 г. Мат. комисс. по иссл. Монгольск. и Тувинск. Нар. республик и Бурят-Монгольск. АССР, вып. 9.
Криштофович А. Н. (1936). Развитие ботанико-географических провинций северного полушария с конца мелового периода. Сов. бот., № 3.
Криштофович А. Н. (1946а). Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы. Мат. по ист. флоры и раст. СССР, вып. 2.
Криштофович А. Н. (1946б). К истории третичного периода Дальнего Востока. Мат. Всес. геол. инст., общая серия, 7.

Криштофович А. Н. (1952). Флора Райчихи — новое звено третичной флоры на Дальнем Востоке. Бот. журн., т. XXXVII, № 3.

Криштофович А. Н., И. В. Палибин, К. К. Шапаренко, А. В. Ярмоленко, Т. Н. Байковская, В. И. Грубов и И. А. Ильинская (1956). Олигоценовая флора горы Ашутас в Казахстане. Палеоботаника, вып. 1, изд. БИН АН СССР.

Куминова А. В. (1939). Два новых вида растений из Сибири. Системат. зам. по мат. герб. Томск. унив., 3, вып. 1—2.

Лавренко Е. М. (1942). О флорогенетических элементах и центрах развития флоры Евразиатской степной области. Сов. бот., № 1—3.

Лозина-Лозинская А. С. (1930). Материалы по изучению рода *Eurotia*. Изв. АН СССР, т. XXIX, № 5—6.

(Максимович К. И.) Maximovicz C. I. (1880). Diagnoses plantarum novarum asiaticarum. IV. Scripsit C. I. Maximovicz. Bull. de l'Acad. des Sci. de St. Petersburg, t. 26.

(Максимович К. И.) Maximovicz C. I. (1881). Diagnoses plantarum novarum asiaticarum. IV. Scripsit C. I. Maximovicz. Bull. de l'Acad. des Sci. de St Petersburg, t. 27.

Максимович К. И. (1889а). Научные результаты путешествий Н. М. Пржевальского по Центральной Азии. Отд. бот., т. 2. Перечень растений Монголии и прилегающих частей Китайского Туркестана. СПб.

Максимович К. И. (1889б). *Flora tangutica*. I. Научные результаты путешествий Н. М. Пржевальского по Центральной Азии. СПб.

Маслов В. П. (1948). Происхождение и возраст хребта Таннуола и Убсанорской котловины (Южная Тува). Землеведение, нов. сер., № 2 (42), М.

Моррис Ф. К. (1940). Корреляция четвертичных отложений Восточной Азии. Тр. 17-й сессии Межд. геолог. конгр., т. 5, М.

Мурзаев Э. М. (1952). Монгольская Народная Республика. Изд. 2, изд. АН СССР, М.

Нейбург М. Ф. (1932). О находке ствола *Cycadeoidea* из юго-восточной Монголии. Докл. АН СССР, № 8.

Обручев В. А. (1945). О некоторых основных вопросах геологии Центральной Азии. Вопр. геол. Сибири, I. М.

Обручев В. А. (1947). Впадины Центральной Азии и их научные сокровища, ожидающие изучения. Изв. АН СССР, сер. геол. № 5.

Овчинников П. Н. (1955). Основные направления видообразования в связи с происхождением типов растительности Средней Азии. Сб. мат. юбил. сессии АН Тадж. ССР, посвященной 25-летию республики. Изд. АН Тадж. ССР, Сталинабад.

Павлов Н. В. (1925). Типы и производительность кормовых площадей Прихангайского района Монголии. Изв. Гос. Русск. геогр. общ., т. LVII.

Павлов Н. В. (1929). Материалы к флоре северной и средней Монголии, вывезенные из ботанических экспедиций за 1924 и 1926 гг. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., нов. сер., т. XXXVIII, вып. 1—2.

Певцов М. В. (1883). Очерк путешествия по Монголии и северным провинциям Внутреннего Китая. Зап. Зап.-Сиб. отд. Русск. геогр. общ., кн. 5, Омск.

Победимова Е. Г. (1933). Рекогносцировочные ботанические исследования в юго-восточной Монголии. Тр. Монгольск. комисс. АН СССР, № 9.

Полынов Б. Б. и И. М. Крашенинников (1926). Физико-географические и почвенно-ботанические исследования в области бассейна р. Убер-Джаргалантэ и верховьев Ара-Джаргалантэ. В кн.: Северная Монголия, т. I. Изд. АН СССР, Л.

Полынов Б. Б. и В. И. Лисовский (1930). Рекогносцировочные исследования в области Гоби. Мат. комисс. по иссл. Монгольск. и Тувинск. Нар. республик и Бурят-Монгольск. АССР, вып. 9.

Поляков П. П. (1955). Два новых рода сем. Сложноцветных. Бот. мат. Герб. БИН АН СССР, т. XVII.

Попов М. Г. (1925—1926). Generis *Zygophylli* species asiaticae. Бюлл. САГУ, № 11, 1925; № 12, 1926. Ташкент.

Попов М. Г. (1927). Основные черты истории развития флоры Средней Азии. Бюлл. САГУ, № 15, Ташкент.

Попов М. Г. (1931). Между Монголией и Ираном. Тр. по прикл. ботан. и селекц. т. XXVI, 3.

Попов М. Г. (1940). Опыт монографии рода *Eremostachys* Bge. Новые мемуары Моск. общ. испыт. прир., т. XIX.

Потанин Г. Н. (1881—1883). Очерки северо-западной Монголии. Дневник путешествия и материалы для физической географии и топографии, вып. 1 и 3, СПб.

Потанин Г. Н. (1893). Тангутско-Тибетская окраина Китая и Центральная Монголия. Путешествие Г. Н. Потанина 1884—1886 гг., т. I, Изв. Русск. геогр. общ., СПб.
Потанин Г. Н. (1903). Поездка в Среднюю часть Большого Хингана летом 1899 г. Изв. Геогр. общ. 1901 г., т. 37, вып. 5, СПб.
Пржевальский Н. М. (1875—1876). Монголия и страна тангутов. Трехлетнее путешествие в Восточной нагорной Азии, т. 1—2. СПб.
Пржевальский Н. М. (1883). Из Зайсана через Хами в Тибет и на верховья Желтой реки. Третье путешествие в Центральной Азии, СПб.
Пржевальский Н. М. (1888). Четвертое путешествие в Центральной Азии. От Кяхты на истоки Желтой реки, исследования северной окраины Тибета и путь через Лоб-Нор по бассейну Тарима. СПб.
Рождественский А. К. (1955). Новые данные о пситтакозаврах — меловых орнитоподах. Вопр. геол. Азии, т. II. Изд. АН СССР, М.
Рожевиц Р. Ю. (1928). О новом представителе рода *Timouria*. Изв. Гл. Бот. сада СССР, т. XXVII, вып. 3.
Самойлович С. Р. (1953). Пыльца и споры из пермских отложений Чердынского и Актюбинского Приуралья. Палеобот. сб. Тр. Всес. нефт. н.-иссл. геол.-разв. инст., нов. сер., вып. 75, Л.—М.
Северцев Н. А. (1877). О зоологических (преимущественно орнитологических) областях внетропических частей нашего материка. Изв. Русск. геогр. общ., т. XIII, вып. 3.
Синицын В. М. (1949). Геотектонический фактор в изменении климата Центральной Азии. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., отд. геол., т. XXIV, вып. 5.
Сушкин П. П. (1925). Зоологические области средней Сибири и ближайших частей нагорной Азии и опыт истории современной фауны Палеарктической Азии. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биолог., т. XXXIV.
Тихомиров Б. А., Ан. А. Федоров и И. В. Грушвицкий (1949). Краткий отчет о III конференции по истории флоры и растительности СССР (20—25 января 1948 г.). Бот. журн., т. XXXIV, № 1.
Тугаринов А. Я. (1929). Северная Монголия и птицы этой страны. Мат. Комисс. по иссл. Монгольск. и Танну-Тувинск. Нар. республик и Бурят-Монгольск. АССР, вып. 3. Л.
Федченко Б. А. и О. Э. Кнорринг (1936). Введение в изучение растительности Китайского Туркестана. Тр. по прикл. ботан., ген. и селекц., т. XXIII, № 6.
Цаценкин И. А. (1947). К установлению географического положения и понятия пустыни Гоби. Изв. Всес. Геогр. общ., 79, 2.
Цаценкин И. А. и А. А. Юнатов (1951). Естественные кормовые ресурсы Монгольской Народной Республики (восточная часть Гоби). Тр. Монгольск. комисс. АН СССР, вып. 40.
Чигуряева А. А. (1951). О находке микроспоры вельвичии в эоценовых отложениях Западного Казахстана. Бот. журн., т. XXXVI, № 5.
Юнатов А. А. (1946). Изучение растительности Монголии за 25 лет. Тр. Комитета наук МНР, вып. 2. М.
Юнатов А. А. (1950). Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольск. комисс. АН СССР, вып. 39.
Юнатов А. А. (1954). Кормовые растения пастбищ и сенокосов Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольск. комисс. АН СССР, вып. 56.
Andrews R. C. and others (1927). The New Conquest Central Asia. Nat. hist. Central Asia, vol. I, New York.
Backeberg C. (1942). Zur Geschichte der Kakteen im Verlauf der Entwicklung des Amerikanischen Kontinentbildes. *Cactaceae*. Jahrb. Deutsch. Kakteen Geselsch., II.
Backeberg C. (1944). Verbreitung und Vorkommen der *Cactaceae*. Jahrb. Deutsch. Kakteen Geselsch., II, 1943/1944.
Berkey C. P. and F. K. Morris (1927). Geology of Mongolia. Nat. biol. of Central Asia, vol. II, New York.
Bray W. L. (1898). The geographical distribution of the *Frankeniaceae* considered in connection with their systematic relationships. Engl. Bot. Jahrb., XXIV.
Cervantes Libreria in: Verdorn (1945). Plants and Plant. Science in Latin America, Waltham, Mass. USA.
Chaney R. W. (1933). A pliocene flora from Shansi province. Bull. Geolog. Soc. China, vol. XII, 2.
Chaney R. W. (1935a). An upper pliocene florule from the Sanmenian series of Shansi province. Bull. Geolog. Soc. China, vol. XIV, 3.
Chaney R. W. (1935б). The occurence of endocarps of *Celtis Barbouri* at Choukoutien. Bull. Geolog. Soc. China, vol. XIV, 2.

Chaney R. W. (1935в). The Kucha flora in relation to the physical conditions in Central Asia during the late tertiary. Svenska Sällsk. för Antropologi och Geografi, Geogr. Ann., Sven Hedin.
Engler A. (1897). *Zygophyllaceae* in Engler und Prantl. Pflanzenfam., III, 4—5, Leipzig.
Engler A. (1915), Die Pflanzenwelt Afrikas, III, 1. Vegetation der Erde, IX.
Gothan W. und H. Weyland (1954). Lehrbuch der Paleobotanik. Berlin.
Johnston I. M. (1940). The floristic significance shrubs common to North and South American deserts. Journ. Arnold Arboretum, XXI.
Lämmermayr L. (1923). Die Entwicklung der Buchenassoziation seit Tertiär. Fedde. Repert. sp. nov. regni veget. Beihafte, XXIV.
Moldenke H. N. (1942). The known geographic distribution of the members of the *Verbenaceae* and *Avicenniaceae*. New York.
Niedenzu F. in: Engler und Prantl (1895). Pflanzenfam., III, 6, Leipzig.
Niedenzu F. in: Engler und Prantl (1925). Pflanzenfam., 2 Aufl., XXI. Leipzig.
Niedenzu F. (1928). *Malpighiaceae* in Englers Pflanzenreich, IV, 1—2.
Norin E. (1935). Tertiary of Tarim basin. Bull. Geolog. Soc. China, vol. XIV, 3.
Prantl K. in: Engler und Prantl (1891). Pflanzenfam., III, 2, Leipzig.
Richthofen F. (1877). China. Ergebnisse in den Jahren 1855—1959 incl. Bd. I. Berlin.
Schulz O. E. in: Engler und Harms (1936). Pflanzenfam., 2 Aufl., XXI, Leipzig.
Terra H. de (1930). Zum Problem der Austrockung des westlichen Zentralasien. Zeitschr. Ges. Erdkunde.
Wadia D. N. (1955). Deserts of Asia, their origin and growth in the late pleistocene time. Birbal Sahni Inst. of Paleobotany, Lucknow.

Ленинград
Ботанический институт АН СССР

АН. А. ФЕДОРОВ

О ФЛОРИСТИЧЕСКИХ СВЯЗЯХ ВОСТОЧНОЙ АЗИИ С КАВКАЗОМ (НА ПРИМЕРЕ ИЗУЧЕНИЯ РОДА PYRUS L. S. STR.)

Монографическое изучение рода *Pyrus* L. s. str. дало нам возможность выяснить ряд фактов, имеющих значение для понимания истории этого рода, ясно говорящих о наличии систематической близости между дикорастущими грушами Кавказа, встречающимися в ленкоранских, или так называемых гирканских лесах, с китайскими и некоторыми гималайскими видами и, следовательно, о флористической связи Восточной Азии с Кавказом.

В лесах Гирканской ботанической провинции встречаются три вида груши, имеющие определенное родство с видами рода *Pyrus*, представленными в Восточноазиатской флористической области. Изучение этих видов в ботанико-географическом аспекте особенно интересно в связи с тем, что до сих пор на представителях рода *Pyrus* почти не удавалось с достаточной долей убедительности проследить восточноазиатские или так называемые ангарские связи в современной флоре умеренного пояса Старого Света.

Обратимся к некоторым новым фактам, установленным в этой области.

Наиболее хорошо изученным видом рода *Pyrus* флоры Кавказа, обнаруживающим родственные связи с восточноазиатскими видами, является груша Буасье — *Pyrus Boissieriana* Buhse. Этот вид был описан рижским ботаником Бузе (F. Buhse) по гербарию, собранному в Иране, на хр. Эльбурс близ Радканна в 1848 г. По Бузе (Boissier et Buhse, 1860), для груши Буасье характерны следующие признаки: черноватая гладкая кора, голые во взрослом состоянии листья с длинными и тонкими черешками, превышающими по длине пластинку. Пластинка листа яйцевидно-округлая, с округленным или несколько клиновидным основанием, коротко заостренная кверху, кругом по краю мелкопильчатая, сверху блестящая, снизу тусклая. Плоды собраны в щитки, на красноватых голых ножках, почти вдвое превышающих плод, совершенно круглые, красноватые, блестящие, покрытые точками. Зубцы чашечки вскоре опадающие. При этом Бузе замечает, что плоды едва крупнее вишни и вид этот не имеет себе подобных среди других *Pyrus* по своим характерным листьям (рис. 1).

Дальнейшая литературная история *Pyrus Boissieriana* такова. Известный монограф *Pomoideae* и первый автор системы рода *Pyrus* французский ботаник Декень (Decaisne, 1871—1872) объединил этот вид с помощью установления группы — proles *Armoricana* с *Pyrus cordata,* описанным Дево (Desvaux) из юго-западной Франции, и *P. longipes*, приводимым Коссоном (Cosson) и Дюрье (Durieu)[1] для гор Атласа, понимая эти виды

[1] Позднее также Баттандье и Трабю (Battandier et Trabut, 1888—1890; Battandier, 1910), Жахандье и Мэр ((Jahandiez et Maire, 1932).

в сущности как разновидности одного и того же вида рода *Pyrus*. Позднее некоторые систематически, например Буасье (Boissier), во «Flora orientalis» (1872), Кенэ (Koehne, 1893) в «Deutsche Dendrologie» и другие, уже не усматривали различия между *P. cordata* и *P. Boissieriana*. Однако, несомненно, *Pyrus cordata* не синоним буасьеровой груши, а является совершенно самостоятельной расой. К такому выводу, например, пришел в свое время Ю. Н. Воронов (1925), указавший впервые на существование на Кавказе в пределах Талыша груши Буасье.

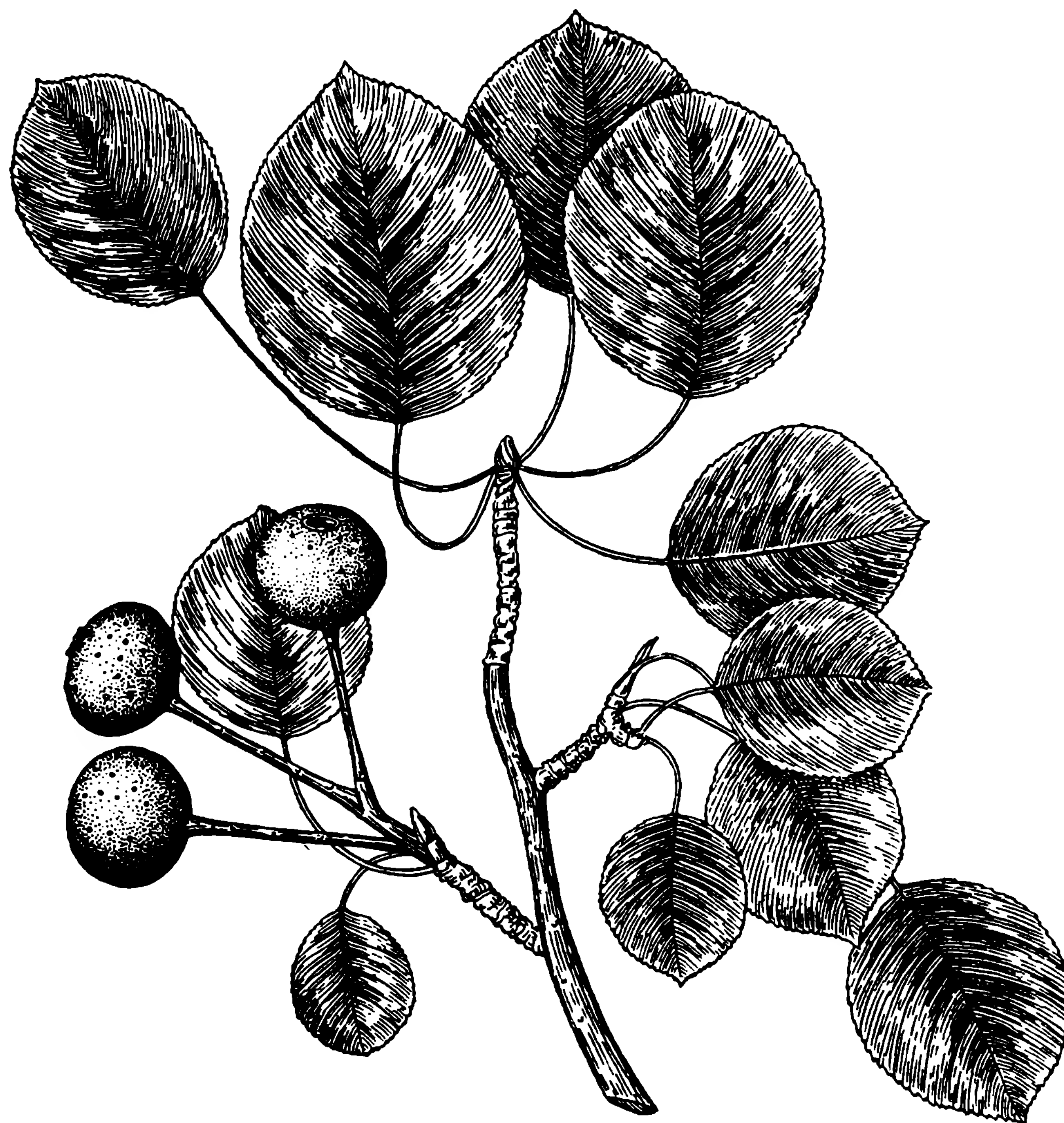


Рис. 1. *Pyrus Boissieriana* Buhse (рис. автора).

Изучение гербариев и наблюдения в природе привели нас также к убеждению, что *Pyrus Boissieriana* не равнозначен *P. cordata*. Главнейшими его признаками являются такие, которые ясно указывают в первую очередь на родство этого вида не с *Pyrus cordata* Desv., а с гималайско-китайским видом *P. pashia* Ham. ex Don.

Ю. Н. Воронов указал на то, что по мере движения на восток, в глубь Азии, один замечательный признак плодов груш постепенно становится яснее, достигая своего кульминационного развития в Гималаях и Китае. Признак этот — хорошо выраженная у *Pyrus Boissieriana* точечная бородавчатость поверхности плода. У гималайских и китайских видов рода эти бородавочки, или чечевички, приобретают почти пузырчатый характер, как бы разрастаясь. По этому признаку *Pyrus Boissieriana* весьма сходна с китайскими *P. serrulata* Rehder, *P. phaeocarpa* Rehder и в особенности с гималайскими *P. pashia* Ham. ex Don. и *P. Jacquemontii* Decaisne.

Другой, очень характерный признак *Pyrus Boissieriana* — опадение зубцов чашечки у зрелых плодов — также сближает ее с восточноазиат-

скими видами и из них, кроме указанных выше видов, с *P. betulifolia* Bge., *P. Calleryana* Dcane, *P. kolupana* C. K. Schneid., *P. Koehnei* C. K. Schneid.[1]

Признак этот настолько интересен и своеобразен, что заслуживает особого изучения и описания. Зубцы чашечки отваливаются, повидимому, все одновременно, оставляя на верхнем полюсном окончании плода правильный и довольно гладкий кольцеобразный валик, который морфологически и, вероятно, анатомически вполне соответствует верхнему краю гипантия, т. е. разрастающимся (при развитии плода) оси и основанию околоцветника. У других видов груши с неопадающими долями чашечки верхние полюсные окончания ничем существенным не отличаются от плода яблони, хотя гипантий яблони в начале развития имеет совершенно другую форму.

В Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР хранятся автентичные экземпляры *Pyrus Boissieriana* Buhse (3 листа). Два листа снабжены этикеткой Ф. Бузе: «Ratkan, 19 IX 1848», № 1046а. Третий лист имеет этикетку с той же датой, но иной надписью: «Albursgebirge bei Radkann». При взгляде на эти образчики не остается никакого сомнения в систематической близости *P. Boissieriana* и *P. pashia*, хотя характерные для груш этого сродства точки на плодах у груши Буасье выражены не очень явственно. Зато у собранных в более позднее время экземпляров из Талыша эти мелкие беловатые чечевички на плодах имеют почти совершенно такой же характер, как и у *P. pashia*. Наиболее близки к *Pyrus Boissieriana* по строению и форме плодов экземпляры *Pyrus pashia* из Кангры (гербарий Шлагинтвейта), Сахаранпура (сборы И. Клингена), Бенгалии (Гриффис), Кашмира (Фальконе). Китайские экземпляры *P. pashia* имеют более крупные плоды с отчетливыми белыми чечевичками, но они еще более напоминают *P. Boissieriana* даже по форме листьев, более округлых, чем у индийских экземпляров, и не особенно длинно заостренных (экземпляры А. Генри из Юньнани).

Pyrus cordata Desv., которая, как указывалось выше, объединялась с *P. Boissieriana*, отличается более мелкими и совершенно гладкими плодами, но также с опадающими чашелистиками [см., например, экземпляр E. I. Neyraut: «Mios (Gironde) — Marais de la rive gauche de la Leyre, dans la direction de Lamothe», 1899].

Другой вид груши восточноазиатского родства был обнаружен нами в 1936 г. также в гирканских лесах. Это *Pyrus Grossheimii* m., описанный в 1937 г. по гербарию из окрестностей сел. Лерик в горах Талыша (Федоров, 1937). Кроме этого пункта, *Pyrus Grossheimii* была собрана во многих местах Талышского хребта Ал. А. Федоровым. Первоначально мы описали этот вид в качестве попытки отграничения форм гирканской груши, уклоняющейся от *Pyrus Boissieriana*, но в то же время не имеющей никакого сходства с мезофильной грушей Кавказа типа *P. communis* L., которую в дальнейшем также пришлось отделить от этого последнего вида, присвоив ей название *P. caucasica* m. Поступая таким образом, мы тем самым указали на принадлежность *Pyrus Grossheimii* к грушам восточноазиатского родства. В. П. Малеев в IX томе «Флоры СССР» решительно присоединил этот вид к установленному им ряду *Sinenses* (Малеев, 1939).

---

[1] К сродству *Pyrus Boissieriana*, т. е. к секции *Pashia* Koehne, следует также отнести недавно найденную и описанную А. Д. Даниловым (1953) грушу *P. rossica* A. Danilov, растущую небольшими рощицами совместно с обыкновенной грушей в средней полосе европейской части СССР (Воронежская обл.).

Груша Гроссгейма, в противоположность буасьеровой, растущей небольшим деревцом, а иногда даже кустарником, — сравнительно высокое дерево, ветви которого покрыты такой же голой черной корой с беловатыми чечевичками, как и у груши Буасье. Однако форма листьев у нее совсем иная. Для гроссгеймовой груши очень характерны крупные, эллиптические пластинки листьев с сердцевидным основанием и длинной, оття-

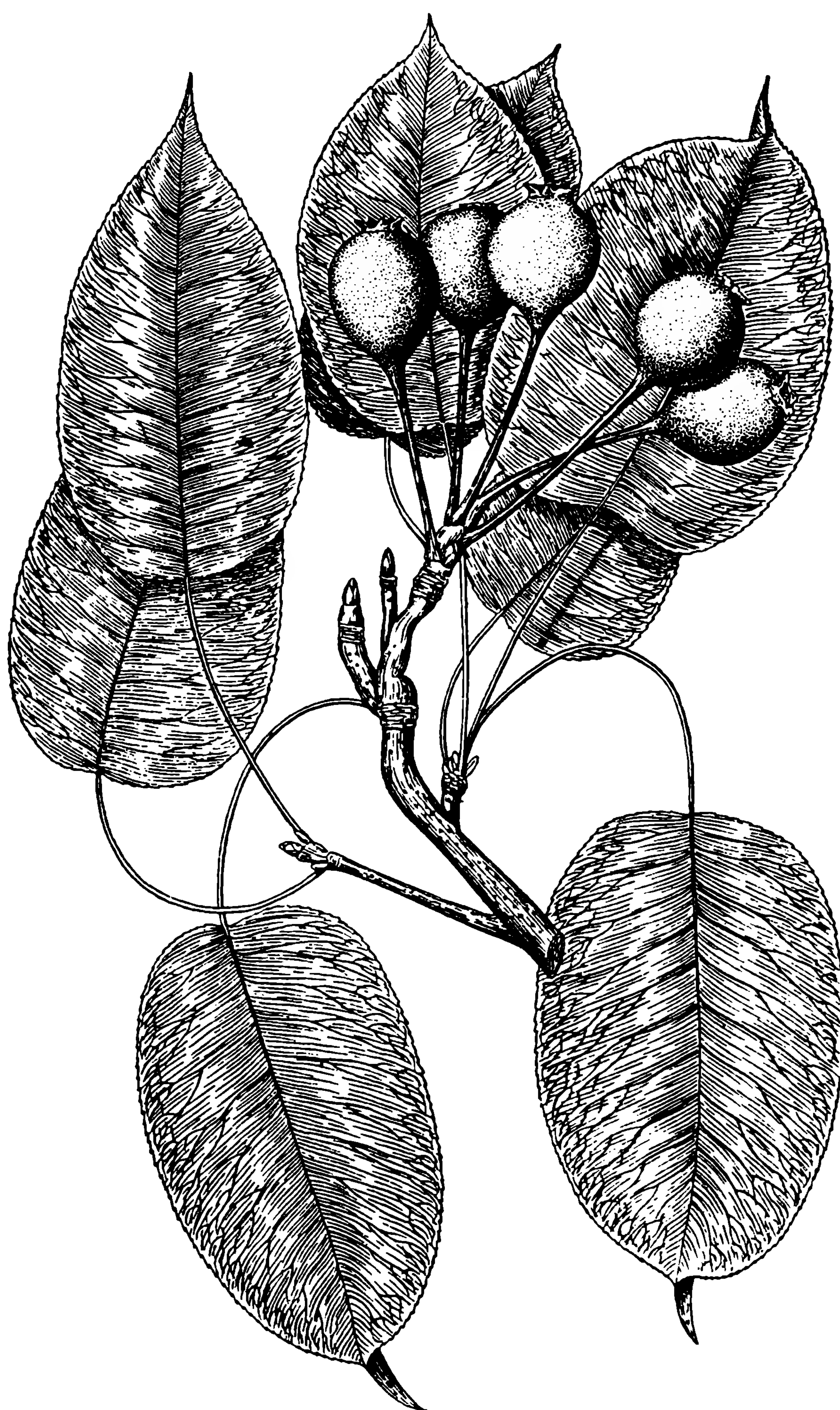


Рис. 2. *Pyrus Grossheimii* Fed. (рис. автора).

нутой вершиной, сложенной по средней жилке наподобие желоба, кругом по краю очень мелко и остропильчатые, иногда почти остистопильчатые, блестящие сверху и тусклые снизу, с длинным и тонким черешком. Плоды довольно мелкие, но крупнее, чем у *Pyrus Boissieriana*, бочкообразно вальковатые, реже шаровидные, собранные в щитки нередко по 10 и более плодов. Ножки плодов длинные. С поверхности плод лишен бородавочек и имеет чашечку с остающимися довольно крупными зубцами (рис. 2).

По форме плодов и характеру пильчатости листьев этот вид довольно близко стоит к *Pyrus Lindleyi* Rehd. (=*P. sinensis* Lindley), а также и дру-

гим грушам, обозначаемым часто именем *P. sinensis*, имеющим неопадающую чашечку.[1]

По признаку неопадающей чашечки и по характеру пильчатости окраины листа, обнаруживающей тенденцию к остистому заострению зубчиков, *Pyrus Grossheimii* можно сближать в известной степени с *P. ovoidea* Rehd. и *P. ussuriensis* Max., с оговоркой о гораздо меньшей остистости зубчиков листьев гроссгеймовой груши по сравнению с этими видами при полном сходстве очертаний и строения пластинки листа.

Родство груши Гроссгейма с китайскими и вообще восточноазиатскими видами выявляется гораздо яснее на весьма характерной вершине листовой пластинки, имеющей форму желоба.

Эту характерную длинно оттянутую вершину листа имеют очень многие виды восточноазиатского родства, независимо от того, относятся ли они к группе форм с опадающей или остающейся чашечкой. Некоторые экземпляры китайских груш, снабженные самыми авторитетными определениями (например, Мерилл), по форме листьев и особенно их вершин весьма живо напоминают *Pyrus Grossheimii*. В этом отношении наиболее интересны *Pyrus Calleryana* и *P. pashia*. *Pyrus Grossheimii* весьма сходна по форме листьев также с *P. ussuriensis*, а по плодам даже почти неотличима. Вообще, сличение гербарных экземпляров *P. Grossheimii* с гербариями восточноазиатских видов не оставляет никакого сомнения в наличии между ними близкого родства.

На замечание В. П. Малеева (1939), — что еще подлежит выяснению, — не является ли *P. Grossheimii* вышедшей из культуры и одичавшей в Талыше формой, происходящей от распространенных в Гирканике в культуре груш ряда *Sinenses*, мы можем сказать, что этот вид не может быть одичавшей формой, так как имеет очень мелкие, твердые и совершенно несъедобные плоды, не отличимые от плодов диких видов восточноазиатского родства, между тем как культурные талышские формы, известные под названием *Pyrus sinensis*, обладают крупными и сочными плодами, в десятки раз превышающими по величине плоды *P. Grossheimii*.

Нам кажется, что нет ничего невероятного в допущении обратного хода процесса. Быть может, культурные сорта груш Талыша произошли путем облагораживания *Pyrus Grossheimii*, но эта груша отнюдь не явилась в результате одичания культурных форм. Ничего нет невероятного также и в полной независимости происхождения дикой и культурной форм груш Гирканики, так как мы знаем, что законы происхождения тех и других форм глубоко различны.

В лесах Гирканики был обнаружен и третий вид восточноазиатского родства, которому было присвоено название *Pyrus hyrcana* m. (Федоров, 1952б). Для этого вида, так же как и для предыдущих, очень характерна черная кора, на молодых ветвях усеянная мелкими чечевичками. Листья, в противоположность гроссгеймовой груше, не имеют длинно оттянутой вершины и бывают почти цельнокрайными, но общая их форма (эллиптическая) очень сходна с листьями упомянутого вида. Плоды необычайно характерны, они снабжены крупной коронообразной и войлочной чашечкой совершенно такой же формы, как у видов с неопадающей чашечкой восточноазиатского родства (рис. 3). Эта груша была собрана в лесах пред-

---

[1] Как указал А. Редер (Rehder, 1912), название *Pyrus sinensis* Lindley не может быть сохранено ввиду наличия более раннего гомонима *P. sinensis* (Touin) Poiret, несмотря на то, что последнее имя теперь относится к синонимам одного из видов рода *Chaenomeles*.

горного пояса Талышского хребта во многих пунктах (Шуи, Астара, Сарак, Бандасар, Массалы).

Таким образом, в лесах Талыша в пределах Кавказа встречается три вида безусловно дикорастущих груш, несомненно систематически стоящих близко к китайским и гималайским видам рода *Pyrus*.[1] При этом *Pyrus Boissieriana* встречается, кроме Талышских гор, в горных лесах, повидимому, всего хр. Эльбурс, а также в некоторых более или менее лесистых ущельях Копет-Дага. *Pyrus Grossheimii* и *P. hyrcana* также найдены в Эльбурсе, что видно из просмотра иранских гербариев. Далее

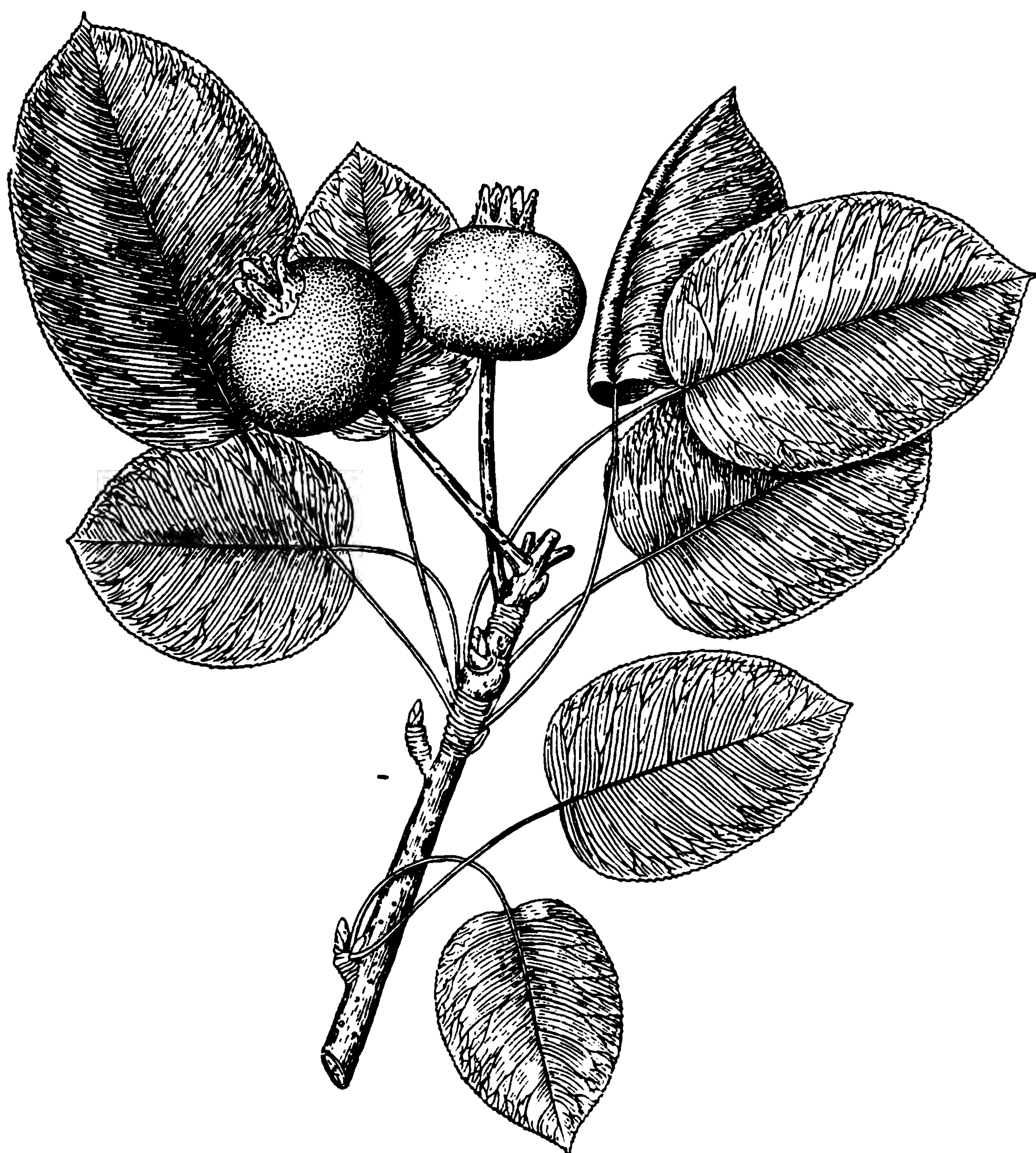


Рис. 3. *Pyrus hyrcana* Fed. (рис. автора).

к югу и востоку в горах Ирана встречаются совершенно другие виды груши, не имеющие отношения к восточноазиатскому сродству, а в Афганистане дикорастущие груши до сих пор еще не были найдены и, возможно, там вовсе не встречаются. Родственная груше Буасье *Pyrus pashia* на юго-востоке начинает попадаться только в Кашмире и Кафиристане. Гирканские груши составляют обособленный островок, отделенный от Китая огромным расстоянием. Однако перерыв в распространении груши заметен резко лишь на юге, между Ираном и Гималаями. Через горы Средней Азии восточноазиатский район ареала с помощью цепочки фрагментов

[1] Из южной Армении был описан еще один вид китайского сродства — *Pyrus elata* Rubtz. Однако, повидимому, это культурная форма и для нас интереса не представляет.

можно связать с его европейской частью. Весь ареал рода *Pyrus* протягивается от Гибралтара и гор Атласа в северной Африке почти без перерывов через всю Евразию до берегов Японского моря. Сороковая параллель служит как бы географической осью ареала. От этой широты область распространения рода *Pyrus* дает ряд неравномерных расширений к югу и северу, в общем сохраняя лентообразную форму. На севере первое расширение по направлению к востоку от меридиана Гринвича охватывает страны Западной и Восточной Европы, доходя почти до Балтийского моря и верховьев Днепра, т. е. достигая 55° с. ш. Далее наблюдается резкая депрессия северной границы ареала, которая от области средней Волги падает к югу до гор Копет-Дага, спускаясь здесь на юг ниже основной осевой линии — 40-й параллели. В горах Памиро-Алая и Тянь-Шаня граница дает новый подъем, до 43° с. ш. Вслед за этим начинается новая депрессия, с резким падением границы до Гималаев. Обогнув Гималаи, граница переходит в южный Китай и отсюда, постепенно повышаясь, восходит снова к 50° с. ш., охватывая северо-восток Китая и бассейн среднего Амура; причем надо заметить, что в Уссурийском крае груша встречается уже довольно редко.

Южная граница ареала по своим очертаниям менее извилиста, чем северная. Вначале в северной Африке она огибает горы Атласа и затем выклинивается, подходя около Алжира к берегам Средиземного моря. В Триполитании, Киренаике и Египте *Pyrus* отсутствует. Обогнув Апеннинский и Балканский полуострова, южная граница идет по средиземноморскому берегу Малой Азии и, захватив о. Кипр, переходит в Сирию и Иран. К югу от гор Синая по Аравийскому полуострову *Pyrus* встречается только в культуре. Далее, после перерыва в Афганистане, граница ареала удаляется в Индию и Гималаи и здесь достигает тропика Рака. В Китае граница до берегов Тихого океана следует примерно вдоль тропика, несколько южнее его заходит на о. Тайвань, а затем снова резко поворачивает на север, огибает Японию и смыкается в Приморье с северной границей (рис. 4).

На этом громадном пространстве груши распространены, конечно, очень неравномерно как по числу видов, так и по количеству индивидуумов. Некоторые северные виды местами составляют значительную примесь в лиственных лесах, но чистых и густых насаждений по большей части не образуют. Наибольшее количество видов интересующей нас группы сродства сосредоточено в Китае, отчасти в Гималаях, Японии, Корее. Поэтому гирканские груши *P. Boissieriana*, *P. Grossheimii* и *P. hyrcana*, систематически близкие к китайским, являются в этом смысле также восточноазиатскими. Но замечательно то, что груши этого, так сказать, восточноазиатского сродства обнаруживаются на пространстве родового ареала гораздо дальше к западу и от Китая, и от Кавказа. Этот третий остров ареала груш восточноазиатского сродства соответствует горам Атласа в северной Африке и юго-западной Франции.

В указанном районе встречаются груши с характерными мелкими плодами, с опадающей чашечкой, жесткими и плотными, по краю остропильчатыми листьями. Внимательное исследование показывает их несомненное родство с китайскими грушами. В горах Атласа из этой группы встречается три вида: *Pyrus longipes* Cosson et Durieu, *P. mamorensis* Trabut и *P. gharbiana* Trabut. Во Франции изредка встречается *P. cordata* Desv.

К сожалению, *Pyrus mamorensis* и *P. gharbiana* нет в Гербарии БИН АН СССР, но прекрасный экземпляр *P. longipes* Cosson et Durieu (B. B a l a n s a, Pl. D'Algérie, 1853, № 1017 — «Bords des torrents

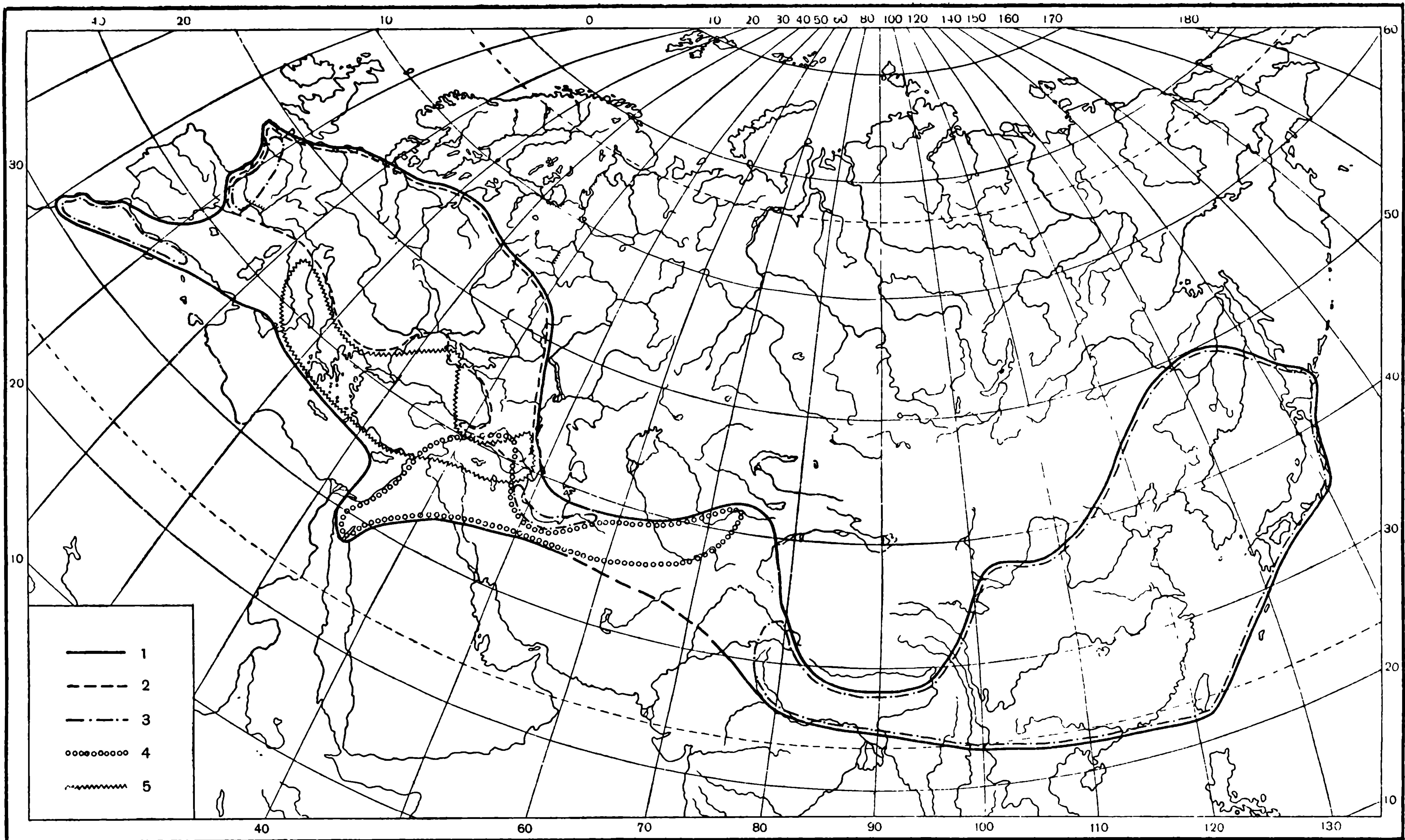


Рис. 4. Географический ареал дикой груши.

1 — граница ареала рода *Pyrus* L. s. str.; *2* — граница ареала группы видов из родства *P. communis* L., *3* — границы ареалов видов *P. Lindleyi* Rehd., *P. pashia* Ham., *P. longipes* Cosson; *4* — границы ареалов видов *P. syriaca* Boiss., *P. Korschinskyi* Litw.; *5* — границы ареалов видов *P. salicifolia* Pall., *P. nivalis* Pall., *P. elaeagrifolia* Pall.

descendant des montagnes, au SSO de Batha, 7 juillet») не оставляет никакого сомнения в том, что к этой груше из горных лесов Атласа наиболее близок систематически китайский вид *Pyrus Calleryana* Dcne. С целью сравнения этих видов нами изучены экземпляры *P. Calleryana* из восточного Китая (провинция Аньхой) и южного Китая (провинции Гуандун, Гуанси, Хунань). Подобно тому как *Pyrus cordata* Desv. отличается от *P. Boissieriana* и *P. pashia* отсутствием чечевичек на поверхности плодов, этим же признаком *P. longipes* отличается от *P. Calleryana*. Плоды *P. longipes* совершенно гладкие, а у китайского ее сородича, т. е. у *P. Calleryana*, — с белыми точечными чечевичками. Но у всех только что упомянутых видов есть один общий очень характерный признак — опадающая чашечка и кольцеобразный валик, образующийся после опадения зубцов чашечки.

В промежуточном между Кавказом и Восточной Азией участке на отрогах Западного Тянь-Шаня также есть реликтовый вид груши, близкий к *P. Lindleyi*, — это *P. asiae-mediae* (M. Pop.) Maleev (рис. 5).

Изложенные факты могут быть истолкованы для понимания флористических связей Восточной Азии с Кавказом с двух различных точек зрения. Можно предполагать, и такое воззрение уже было высказано Г. А. Рубцовым (Rubtzov, 1944), что груши восточноазиатского родства проникли на запад, мигрируя из Восточной Азии вплоть до Кавказа, южной Европы, Атласа и Гибралтара, т. е. буквально до «Геркулесовых столбов». Достигнув крайнего западного предела своего распространения из Восточной Азии, эти растения будто бы переработались по пути своего следования с востока на запад или дали начало новым, местным расам, которые мы и находим теперь на окраине ареала. Такое решение подобных вопросов применяется наиболее часто. Уже давно считается, что Восточная Азия, в далеком прошлом Ангарида, послужила исходной областью или центром для миграций почти всей лесной флоры южного, в особенности широколиственного, типа на запад.

Исключительно лишь на том основании, что соответствующих родов и видов в Восточной Азии больше, чем в Европе, считается, что в Европу листопадная лесная флора перекочевала с востока. При этом очень часто не задумываются серьезно над тем, какова была физико-географическая обстановка в период предполагаемых миграций из Восточной Азии на запад до берегов Атлантического океана. Даже зная, что на юге давно существовали пустыни или солончаки или же расстилались огромные водные бассейны, почти всегда в качестве путей для миграций намечают горы альпийской складчатости. Забывается при этом, что горы всегда служили и служат не гладкими рельсами для распространения растений, а, наоборот, резко ограниченными изоляторами, способствующими не сообщению между флорами различных частей континента, а обособлению, расчленению этих флор. Самое же существенное заключается в том, что до сих пор никто не задумался над той таинственной, совершенно необъяснимой причиной, которая вызывала миграцию растений на континенте Азии почему-то преимущественно с востока на запад. Кроме того, совсем оставляется в стороне не менее существенное соображение, что на западе, так же как и на востоке, плотность растительного населения, по крайней мере до наступления ледникового периода (освободившего по отступлении из-под ледникового покрова «новую почву»), всегда была высокой для каждого конкретного местообитания. Иначе говоря, для внедрения пришлых элементов и вытеснения ими аборигенов не могло возникнуть реальной возможности.

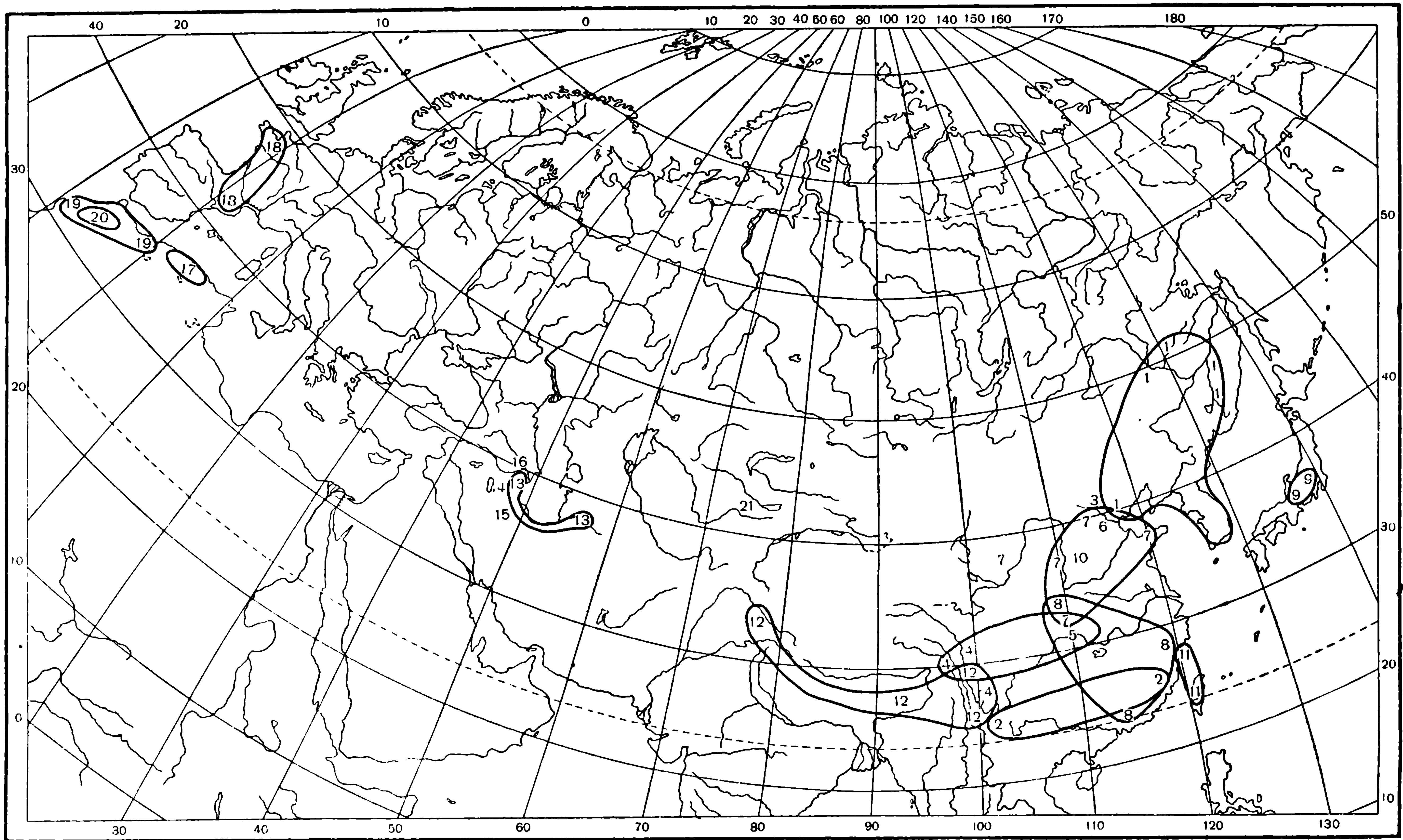


Рис. 5. Ареалы видов группы «китайского» родства.

1 — *Pyrus ussuriensis* Max.; *2* — *P. ovoidea* Rehder; *3* — *P. Bretschneideri* Rehder; *4* — *P. serotina* Rehder; *5* — *P. serrulata* Rehder; *6* — *P. phaeocarpa* Rehder; *7* — *P. betulifolia* Bge.; *8* — *P. Calleryana* Dcne; *9* — *P. dimorphophylla* Makino; *10* — *P. kolupana* C. K. Schneid.; *11* — *P. Koehnei* C. K. Schneid.; *12* — *P. pashia* Hamilton (включая *P. kumaoni* Dcne и *P. Jacquemontii* Dcne); *13* — *P. Boissieriana* Buhse; *14* — *P. Grossheimii* Fed.; *15* — *P. hyrcana* Fed.; *16* — *P. elata* Rubtz.; *17* — *P. longipes* Cosson; *18* — *P. cordata* Desv.; *19* — *P. gharbiana* Trabut; *20* — *P. mamorensis* Trabut; *21* — *P. asiae-mediae* (M. Pop.) Maleev.

Воззрение Г. А. Рубцова на историю рода *Pyrus* не является новым и самостоятельным. Оно основано на гипотезе о восточноазиатском или ангарском происхождении третичной листопадной флоры, в довольно неясной форме высказанной в разное время и в различных работах А. Н. Криштофовичем (1930, 1946), Е. В. Вульфом (1944), В. П. Малеевым (1941) и многими другими ботаниками.

Для объяснения истории интересующего нас рода можно, конечно, воспользоваться и другой гипотезой, базирующейся также на так называемом «законе миграций» М. Вагнера (Migrationsgesetz). Эта гипотеза, названная «аркто-третичной», хотя и была изложена раньше появления «миграционного закона», но подкрепляется в своей основе в сущности почти исключительно им. Аркто-третичной гипотезе, развитой особенно полно работами М. Г. Попова (1949), нельзя отказать в большой стройности, логичности и красивой форме. Однако эта стройность только кажущаяся, скрывающая под собой многие непреодолимые коллизии с геофизикой и климатологией. По идее М. Г. Попова, в палеогене на земном шаре было всего три зоны — тропическая и две субтропические. Зона тропической флоры занимала широкую полосу к югу и северу от экватора. Лежащие далее к обоим полюсам пространства были заняты субтропической флорой. Затем под влиянием похолодания субтропическая флора сместилась от полюсов по направлению к экватору и достигла, таким образом, современного своего положения. После этой «пребореальной» волны, как ее называет М. Г. Попов, имея в виду северное полушарие, последовала уже «бореальная волна», также зародившаяся у полюса. И, наконец, в ледниковое время от полюса далеко к югу проникла волна арктической флоры.

Справедливость требует признать, что М. Г. Попову с помощью этой гипотезы довольно хорошо удается объяснить многие ботанико-географические факты. Применяя эту гипотезу к истории рода *Pyrus*, можно было бы думать, что виды типа *Pyrus Calleryana* или *P. longipes* и некоторые другие — это отголоски и в Китае и в горах Атласа пребореальной волны миграций. Другие виды — бореальные, например *P. communis*, *P. Boissieriana*, *P. pashia*, *P. Grossheimii* и пр. Все, казалось бы, объясняется прекрасно. Однако уверенности в правильности подобного предположения все же не может быть. Если считать, что субтропическая флора развилась сама из тропической (как думает и Попов), то почему же она сначала распространялась к полюсам от экватора, по мере своего образования из флоры тропической, а затем снова стала продвигаться обратно к экватору, находясь под влиянием все одного и того же фактора — похолодания у полюсов? Кроме того, если думать, что субтропическая флора развилась у полюсов, приходится допустить, что вблизи экватора в это время вообще не было никакой растительности и даже вообще жизни, так как, если на полюсе развивалась субтропическая флора, требующая сравнительно жаркого климата, то у экватора температура должна была бы достигать по крайней мере сотни градусов, т. е. такой жары, какая привела бы к свертыванию протоплазмы и гибели организмов. Однако на самом деле у экватора всегда была богатая тропическая флора, чему нет надобности приводить какие-либо новые доказательства.

Миграционная гипотеза в ее, так сказать, чистом, или вульгарном, виде наиболее характерна для монографических работ по систематике тех или иных родов растений. Ботаники-систематики, будучи обыкновенно лишь в малой степени географами, часто склонны представлять себе происхождение ареалов интересующих их растений просто как результат со-

вершенно фантастических и оторванных от какой бы то ни было палеогеографии миграций из многочисленных, чисто гипотетических «центров происхождения».

В противовес всему этому уже давно возникла совершенно иная точка зрения, именно та, что современная флора не столько есть результат миграций извне, сколько следствие развития ее на месте.

Эта идея впервые высказывалась А. Н. Красновым (1888), затем И. К. Пачоским (1921), а ныне развивается В. Н. Васильевым (1946), В. Б. Сочавой (1946), А. Л. Тахтаджяном (1946), А. И. Толмачевым (1948), М. М. Ильиным (1951), Ан. А. Федоровым (1943, 1952а) и многими другими ботаниками.

Для нас несомненно, что лишь пространство, освобожденное занимавшим его в четвертичное время ледником, заполнилось выходцами из доледниковых убежищ растительности с помощью относительно быстрых миграций преимущественно с юга на север, обусловивших возникновение здесь новой комбинации растительности почти без всякого преобразования самих видов растений или возникновения новых видов.

Что касается южных островов или убежищ широколиственной флоры, то они есть прямое наследие доледниковой, т. е. плиоценовой флоры, возникшей здесь на основе еще более древних флор in situ. Современная китайская флора, в которой очень многие ботаники усматривают рассадник, центр происхождения для целого ряда родов и видов растений, есть не более как исключительно богатое убежище, остаток почти совершенно такой же флоры, какая некогда покрывала обширнейшую область континента Азии. Если даже считать, что эта область имела довольно ограниченные размеры, меньшие, чем пространство между Кавказом и Китаем, и думать, что эта область передвигалась, занимая вновь или освобождая те или иные территории, то все же совершенно неизвестно, в какую сторону и откуда происходили эти передвижения.

В понимании вопроса об «ангарском» влиянии на флору Европы, в частности Кавказа, еще более важна другая мысль. Дело в том, что миграции послеледниковые, наглядно и ясно заметные в современном растительном покрове и представляющие собой относительно довольно быстрое занятие свободных территорий тем или иным видом растений из доледникового убежища, есть явление, глубоко отличное от тех преобразований флоры, которые происходили, например, в третичное время на протяжении десятков миллионов лет и которые привели к возникновению хотя и сходных, но совершенно разных видов. Не следует забывать, объясняя миграциями наличие в современной флоре юга Европы и Кавказа видов «восточноазиатского родства», например дубов, кленов или груши, что это совсем другие виды, не те, которые ныне растут в Китае или Гималаях. Нет никаких оснований считать эти виды результатом миграции из Восточной Азии. То, что обычно понимается здесь под миграцией, на самом деле совсем иной процесс. Весь ледниковый период со всеми плейстоценовыми миграциями — всего лишь мгновение по сравнению с развитием флоры на протяжении только одного третичного времени, длившегося десятки миллионов лет. Вот почему роль пространственных передвижений флоры в четвертичный период при небольшом его протяжении во времени так ясна, наглядна и легко распознаваема. Лишь плейстоценовые движения флоры являются миграциями в прямом смысле. Преобразования флоры, зависящие от более длительного времени и проявившиеся в возникновении обособленных родов и видов, почти невозможно связать с

какими бы то ни было пространственными ее передвижениями. Здесь огромное значение приобретает фактор времени. Нельзя назвать миграцией в полном смысле эти преобразования. В возникновении обособленных друг от друга видов несомненно наибольшее значение имело автохтонное развитие флоры.

Преобразования флоры, заключающиеся в возникновении отдельных, хотя и близких систематически видов в различных и удаленных друг от друга областях материка, отличаются от миграции плейстоценового типа гораздо резче, чем наводнение отличается от трансгрессии моря или обвал какой-либо скалы от пенепленизации целого горного хребта. Процесс, который привел к появлению в лесах Европы или Кавказа видов дуба, бука или груши «восточноазиатского родства», конечно, в основном не был миграцией. Этот процесс шел одновременно, рука об руку с возникновением и исчезновением гор и морей, вековыми изменениями климата, а главное он был связан преимущественно не с передвижением флоры наподобие каких-то «прибойных волн» или надвигающегося «фронта», как часто многие думают, а зависел в первую очередь от самого хода эволюции, видоизменения древних растений в более новые и современные нам роды и виды. Совершенно нельзя поэтому говорить о миграции на Кавказ ангарской флоры. В данном случае двигалась не флора как таковая или точнее не столько флора, сколько происходило эволюционирование, развитие родов и видов на протяжении гигантского, едва доступного пониманию периода времени. Для нас просто непонятно, почему этот извечный, почти непостижимо длительный процесс отождествляют с миграцией, т. е. с простым расселением организмов по лику Земли.

Мы никак не можем согласиться с А. Н. Криштофовичем (1946, стр. 73), утверждающим, что в геологическом прошлом «в смене растительного покрова на первом месте надо поставить не явления видообразования, органической эволюции растений, а явления миграции, изменения состава растительных формаций, значения ее основных компонентов, притока новых ингредиентов извне и вообще — проявления новых элементов растительности, как эндогенных, так и экзогенных, — в общем всякие явления внедрения и образования новых синтетических комбинаций». Это положение действительно, пока мы рассматриваем современный растительный покров или исследуем изменения в растительности, происшедшие в четвертичное время. Наоборот, следы изменений флоры, происходивших в более глубоком прошлом, совершенно нельзя расшифровать как внедрения и вообще взаимопроникновения различных флор и их формаций. Ввиду того что фактор времени здесь сказался наиболее сильно, мы видим в остатках древней флоры лишь наследие, отголоски преимущественно ее автохтонных преобразований, т. е. следы эволюции флоры как таковой, а не ее пространственных передвижений.

Объединяя процесс расселения с процессом видообразования, сторонники миграционной теории часто представляют себе развитие рядов или серий видов также совершенно неправильно. По их воззрениям, в результате миграции видов из некоего «центра» один вид превращается в другой, так сказать, на ходу, по мере расселения из этого центра. При этом приверженцев указанного взгляда нисколько не смущает то обстоятельство, что почти никогда нельзя доказать, что тот или иной современный вид какого-либо ряда или серии возник от соседнего, также современного вида. Часто подобный ход событий молчаливо признается вполне возможным. Между тем нет ни одной пары видов, о которой можно было бы

думать, что один ее сочлен произошел от другого и при этом ныне они оба одновременно существуют. Дело обстоит, вероятно, как раз наоборот. Любой «ряд» близких видов — это лишь современные отпрыски уже исчезнувшего предка, для них общего, и совершенно невозможно решить, какой из современных видов так называемого «ряда» старше и какой моложе по возрасту.

При таком понимании рядов близких видов теория центра их происхождения становится мало нужной. Ведь и так ясно, что близкие между собой систематически современные виды развились от общего одного предка. Этот последний также ведет начало от еще более общего родоначальника и т. д. Вначале тот или иной родовой тип бывает представлен всего одним видом и тогда еще входит в состав другого, более обширного рода. Затем обособляется пучок достаточно своеобразных видов, формирующих, таким образом, новый род. Эти последние виды дают начало рядам, т. е. опять-таки пучкам новых видов. Во всем этом процессе первостепенное значение приобретает, как уже говорилось выше, фактор времени, видоизменения организмов, а не расселения их или миграции. Миграции, как частное и быстротечное явление, скорее сопровождают эволюцию, а не вызывают ее.

Наконец, автохтонный характер главнейших преобразований флоры и даже, в конце концов, ее полной смены совершенно новой флорой вполне подтвердится, если будет доказано, что сами виды возникают не в узком каком-либо центре или точке на земной поверхности, а одновременно на достаточно обширной площади. Этот взгляд был развит давно ботаниками, затем в сущности совсем забыт под давлением гипертрофированного развития миграционистских воззрений, но ныне высказывается снова и, повидимому, находит обоснование с позиций диалектического материализма. М. М. Ильин (1951, стр. 136), например, пишет: «Филогенез... происходил не в точке или на весьма ограниченном участке земли, но на обширных пространствах, захватывающих различные по характеру местности, был не случайностью морфологического отклонения, но закономерностью в эволюционном развитии растительного мира, вынужденной необходимостью в их саморазвитии под воздействием новых наступающих условий среды. Отсюда ясно, что эта вынужденность в развитии захватывала целые флористические области, что флорогенез и филогенез неотделимы друг от друга, что это две стороны одного грандиозного процесса, происходящего по законам объективной диалектики природы».

Очень многое в наблюдаемых фактах преобразования растительного мира в геологическом прошлом объясняет нам интересная идея А. Н. Криштофовича (1946) о «полихронных» флорах. Если Криштофович ошибается в оценке роли миграций для развития новой флоры, то он совершенно прав, доказывая существование в прошлом на протяжении десятков миллионов лет нескольких весьма однородных и чрезвычайно широко распространенных флор, последовательно сменявших одна другую на протяжении геологического времени. Самый факт существования полихронных флор, с нашей точки зрения, неопровержимо свидетельствует о преобладающем значении в развитии их автохтонных преобразований, а не перекомбинаций, вызванных бесчисленными миграциями. При этом загадочность того, что более древние полихронные флоры в известные моменты эволюции почти внезапно переходили в новые и снова полихронные, но совершенно иные по характеру флоры, по нашему мнению, отчасти уже раскрыта М. М. Ильиным. Он говорит (1951, стр. 136) сле-

дующее: «В основном не целые флоры совершали свой походный марш, перестраиваясь на ходу, но наступали новые, совсем отличные условия среды, которые знаменовали собой новые перестройки отделов и классов растений. Это нисколько не противоречит существованию миграций, но последние, с высказанной точки зрения, играли подчиненную роль. Каждая из указанных полихронных флор одновременно (в геологическом понимании времени) занимала все возможные области Земли, как лесные, так и ксерические, источником возникновения которых были ближе родственные предшествующие полихронные флоры».

Возвращаясь к нашему частному вопросу — истории рода *Pyrus* на Кавказе и в Восточной Азии, необходимо оттенить одну замечательную черту в эволюции этого рода. Важно отметить, что представители рода *Pyrus* Восточной Азии, Гирканики и Атласа приурочены к областям распространения различных видов дуба и почти весь ареал рода *Pyrus* в основных чертах совпадает с ареалами палеарктических видов рода *Quercus*. При этом обнаруживается, что виды более древних секций и подсекций рода *Quercus* встречаются вместе с древнейшими видами груши. Так, например, талышские виды груш приурочены к распространению в Талыше и Эльбурсе каштанолистного дуба — *Quercus castaneifolia* C. A. M. из секции *Cerris*, ближайший родственник которого *Q. afares* Pommel растет в Алжире и приурочен там к ареалу видов рода *Pyrus*, в частности к области распространения *Pyrus longipes* — вида, родственного восточноазиатским грушам — *P. Calleryana*, *P. pashia*. Груши Атласа *Pyrus gharbiana, P. mamorensis* встречаются также в лесах пробкового дуба, имеющего в свою очередь родственников в Китае и Гималаях. Лишь в Новом Свете мы видим иные отношения между дубом и представителями подсем. *Pomoideae*. Вся Северная Америка лишена видов рода *Pyrus*, но зато изобилует различными видами дубов как из секции *Cerris*, так и из секции *Lepidobalanus*. Но это обстоятельство лишь свидетельствует о большей древности рода *Quercus* по сравнению с родом *Pyrus* и отнюдь не противоречит предположению, что эволюция рода *Pyrus* была тесно связана с эволюцией дубов уже с момента возникновения восточноазиатских групп родства того и другого рода.

Мало этого, наблюдается соответствие в распространении и совместном обитании вечнозеленых дубов с видами груши почти вечнозеленого типа. Так, например, растущая в Атласе *Pyrus longipes*, возможно, является типом, переходным от листопадных форм к вечнозеленым. Растет она совместно с вечнозеленым спутником — пробковым дубом. Многие виды *Pyrus* Китая ассоциированы с настоящими вечнозелеными дубами. Такое соответствие жизненных форм видов обоих родов свидетельствует, видимо, об одновременном их формировании, принадлежности к одному и тому же типу растительности и одной и той же основной формации.

Наконец, ксероморфные виды рода *Pyrus*, сосредоточенные в большом изобилии на Кавказе, в Передней Азии и на Балканах, приурочены совершенно определенно к области дубовых лесов и ксерофильных редколесий, представленных различными видами дубов ксерофильного типа.

Эти факты определенно говорят о существовании неразрывной связи между филогенезом и флорогенезом. Очевидно, что, несмотря на перекомбинирование флор, всяческие взаимовнедрения и смешения, основная линия их развития остается одна — автохтонность и общность гомологических преобразований для многих членов формаций и типов растительности. Растительный покров Земли в основном формировался не как смесь

мигрантов, а как смена или серия смен автохтонных наложений различных флор одной на другую.

Теперь нам не так трудно истолковать замечаемые во флоре Кавказа «восточноазиатские» связи и влияния. Не было никакой «волны» или «прибойных волн» мигрантов из Восточной Азии на Кавказ и в Европу, что представляется многим почти несомненным. Такое впечатление возникает в результате чисто «оптического обмана» при рассматривании очертаний ареалов видов и родов «восточноазиатского родства», нанесенных на карту материка Азии. Когда видишь на такой карте на контурах суши в области Восточной Азии целый клубок ареалов видов какого-либо рода, а в Европе или на Кавказе лишь небольшие островки близких систематических видов, невольно начинаешь думать, что на Кавказ или в Европу эти виды проникли с востока и переработались здесь или по пути на запад в особые, но родственные расы.

Однако вероятнее всего процесс формирования этих видов шел совершенно иначе. Вначале, во время господства соответствующей полихронной флоры существовал один или несколько предковых видов, распространенных по всей области, занятой этой флорой, и возникших на огромной территории от еще более древних предков. Затем, по мере в основном автохтонной трансформации этой материнской флоры, происходило обособление новых рас на месте их возникновения. В промежутках как предковые, так частично и производные от них виды нередко вымирали в силу резких нарушений в физико-географической обстановке, и теперь мы повсюду на пространстве некогда сплошного распространения угасшей полихронной флоры находим остатки ее в виде то более богатых флористически, то сильно обедненных реликтовых островов и островков — нынешних убежищ.

В заключение вернемся, однако, опять к истории рода *Pyrus*. Для основы выводов примем гипотезу, что третичная, листопадная флора умеренного типа, которую принято называть аркто-третичной, тургайской, ангарской или, имея в виду ее субтропические корни, — флорой Гинкго, возникла не в приполярной области и не на пространстве Ангариды и тем более не в пределах современной Восточной Азии, а на гораздо большей площади, охватывавшей всю зону к северу и к югу от 30-й параллели. Эта флора перемещалась довольно значительно к северу и, вероятно, к югу от современного положения ее реликтовых островов благодаря различному наклону земной оси, что допустить совершенно необходимо, но зонально занимала то же самое положение, что и теперь. И в этом смысле вся эта флора не мигрировала ни к северу, ни к югу. Действительное расчленение этой флоры на современные нам флористические участки происходило преимущественно не в силу миграций ее или ее элементов, а под воздействием вертикальных движений земной коры и в первую очередь альпийского орогенеза. Надо думать, что эта флора всегда состояла из конкретных формаций и была расчленена, как и ныне, а вовсе не представляла собой одну полидоминантную формацию, как часто подразумевается. Наоборот, новые формации возникали, а старые исчезали и главным образом не под влиянием всяких «внедрений» извне, а путем вычленения из недр старых формаций, т. е. происходил процесс «сегрегации» растительности, о котором пишет В. Б. Сочава (1946). Лучше, впрочем, говорить лишь о процессе трансформации флоры с одновременным образованием новых ценозов. Это вызвало вычленение обширной группы формаций дубовых лесов, которой можно присвоить название Quercion. Этот Quercion возник повсюду на пространстве листопадной флоры

как стадия ее развития, а виды дубов, слагающие кверцетальные формации, — от более ограниченного числа, но уже широко распространенных предков. Предками были вероятнее всего вечнозеленые деревья, близкие к дубам, типа субтропических родов, например *Pasania*. Вместе с листопадными дубами, синхронно им, возник род *Pyrus*, первоначально в числе немногих видов, к сожалению почти не найденных в ископаемых остатках. Вначале это было время расцвета *Pyrus* типа *P. Calleryana* или *P. longipes*, растущих ныне (как выше уже говорилось) на различных концах, если можно так сказать, общего ареала рода *Pyrus* или в самых различных пунктах области, занимаемой всей той флорой, которую мы обозначаем условным названием аркто-третичной.

Дальнейшая судьба рода *Pyrus*, начавшего развитие еще в палеогене (*P. theobroma*), на протяжении всего неогена, вплоть до современности, характеризовалась вычленением отдельных групп родства (секций и рядов) в соответствии с образованием гор и противоположных им впадин все в той же самой зоне, т. е. вблизи от 30-й параллели. Наряду с этим происходил процесс ксерофилизации третичного леса, образование кверцетальных формаций, в недрах которых развились груши типа *P. communis* L. и *P. caucasica*, а также типа *P. pashia* и *P. Boissieriana*. Возникшие позднее по окраине пустынь ксерофильные редколесья и светлые парковые леса из дубов, боярышников, миндалей и пр., развитые и ныне на юге Средней Азии, в Закавказье, Иране, в горах Ливана, в Малой Азии, на Балканах, в Крыму, содержали уже сильно ксерофилизированные виды груш из секций *Xeropyrenia* и *Argyromalon*, такие, как *P. syriaca* Boiss., *P. oxyprion* Woron., *P. elaeagrifolia* Pall., *P. salicifolia* Pall., *P. Regelii* Rehd., *P. amygdaliformis* Vill., *P. Kotschiana* (Boiss.) Dcne, *P. Bovenana* Boiss., *P. taochya* Woron. Всего в составе рода *Pyrus* ныне насчитывается около 60 видов, бо́льшая часть которых ксерофиты, сосредоточенные в Средиземноморье, Иране и предгорной зоне Средней Азии. Как сказано, все ксерофильные виды составляют две особые секции, отличные от двух других, более древних секций — *Achras* и *Pashia*, которым свойственны реликтовые виды в древних убежищах широколиственной третичной флоры (или так называемой тургайской).

Весьма вероятное предположение о важнейшей роли процесса ксерофилизации третичного леса, вначале носившего субтропический характер, с образованием в результате этого диких плодовых растений, в том числе и груш, принадлежит М. Г. Попову (1940). По мысли Попова, многие сотни покрытосеменных в неогене испытали ксерофильные превращения, в ходе которых можно различать «орехово-дубовую и арчево-фисташковую стадии», после чего происходили превращения уже чисто пустынного характера.

Наибольшее число плодовых пород, по Попову, было связано с орехово-дубовой стадией ксерофилизации. Кавказ представляет особый интерес в этом отношении. Здесь мы можем видеть обе стадии ксерофилизации, выразившиеся в возникновении как видов типа *P. Boissieriana*, *P. caucasica*, *P. Grossheimii*, *P. hyrcana* (первая стадия), так и видов, близких к *P. salicifolia* и *P. syriaca* (вторая стадия).

Вообще, эволюция большинства видов груши была процессом ксерофилизации и может быть названа поэтому ксероморфогенезом. Попутно считаем не лишним отметить, что этот последний термин, довольно быстро проникший в литературу по почину А. А. Гроссгейма (1950), был впервые предложен нами, что не было достаточно ясно оговорено в свое время.

Наличие в ленкоранских лесах в Закавказье трех видов рода *Pyrus*, систематически близких к китайско-гималайским (*P. Boissieriana*, *P. hyrcana* и *P. Grossheimii*), указывает на то, что эти леса представляют собой остаток той же самой флоры, которая в наиболее полном виде сохранилась в настоящее время в Восточной Азии и некогда составляла одно целое с Кавказом, Европой и даже северной Африкой (Атлас). Отголоском этого на Кавказе являются рассмотренные нами три вида ленкоранских груш, и в этом заключается один из частных случаев флористической связи Восточной Азии с Кавказом.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев В. Н. (1946). Закономерности процесса смен растительности. Мат. по ист. флоры и раст. СССР, вып. II.
Воронов Ю. Н. (1925). Материалы к познанию диких груш (*Pyrus* s. str.) Кавказского края. Тр. по прикл. бот., XIV, 3.
Вульф Е. В. (1944). Историческая география растений. М.—Л.
Гроссгейм А. А. (1950). Теория ксероморфогенеза и некоторые вопросы истории флоры. Пробл. бот., т. I.
Данилов А. Д. (1953). О новом виде груши. Бот. мат. Герб. БИН АН СССР, т. XV.
Ильин М. М. (1951). Основные принципиальные положения к построению новой системы растений. Бот. журн., т. XXXVI, 2.
Краснов А. Н. (1888). Опыт истории развития флоры южной части Восточного Тянь-Шаня. Зап. Русск. геогр. общ., т. 19.
Криштофович А. Н. (1930). Основные черты развития третичной флоры Азии. Изв. Гл. бот. сада XXIX, 3—4.
Криштофович А. Н. (1946). Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы. Мат. по ист. флоры и раст. СССР, вып. II.
Малеев В. П. (1939). Род *Pyrus* L. — Груша. Флора СССР, т. IX.
Малеев В. П. (1941). Третичные реликты во флоре западного Кавказа и основные этапы четвертичной истории его флоры и растительности. Мат. по ист. флоры и раст. СССР, вып. I.
Пачоский И. К. (1921). Основы фитосоциологии. Херсон.
Попов М. Г. (1940). Опыт монографии рода *Eremostachys* Bge. Нов. мем. Моск. общ. испыт. прир., т. XIX.
Попов М. Г. (1949). Очерк растительности и флоры Карпат. Изд. Моск. общ. испыт. прир.
(Рубцов Г. А.) Rubtzov G. A. (1944). Geographical distribution of the genus *Pyrus* and trends and factors in its evolution. Amer. Naturalist, LXXVIII, № 777 (July-August).
Сочава В. Б. (1946). Вопросы флорогенеза маньчжурского смешанного леса. Мат. по ист. флоры и раст. СССР, вып. II.
Тахтаджян А. Л. (1946). К истории развития растительности Армении. Тр. БИН АН Арм. ССР, т. IV.
Толмачев А. И. (1948). Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов Северного полушария. Бот. журн., т. XXXIII, 2.
Федоров Ан. А. (1937). Новый вид груши из лесов Талыша. Тр. Армянск. фил. АН СССР, сер. биол., т. II.
Федоров Ан. А. (1943). Кавказские представители рода *Pyrus* L. s. str. Тезисы диссертации. Ереван.
Федоров Ан. А. (1952а). История высокогорной флоры Кавказа в четвертичное время, как пример автохтонного развития третичной флористической основы. Мат. по четвертичн. периоду, № 3.
Федоров Ан. А. (1952б). Комментарий № 3 к V тому 2-го изд. «Флоры Кавказа» А. А. Гроссгейма. М.—Л.
Федоров Ан. А. (1954). Груша — *Pyrus* L. Деревья и кустарники СССР, т. III.

Battandier (1910). Supplément aux Phanérogames (Flore de l'Algérie). Paris—Alger.

Batiandier et Trabut (1888—1890). Flore de l'Algérie. Alger.
Boissier E. (1872). Flora orientalis. II. Genevae et Basileae.
Boissier E. et F. Buhse (1860). Aufzaehlung der auf einer Reise durch Transkaukasien und Persien gesammelten Pflanzen. Nouv. Mém. Soc. Nat. Moscou, XII.
Decaisne J. (1871—1872). Le jardin fruitier du Museum. I—VI. Le Poirier. Paris.
Jahandiez E et R. Maire (1932). Catalogue des plants du Maroc. II. Alger.
Koehne E. (1893). Deutsche Dendrologie. Stuttgart.
Rehder A. (1912). Synopsis of the Chinese Species of *Pyrus*. Proceed. Amer. Acad. Arts a. Sci., vol. 50.

Ленинград
Ботанический институт АН СССР

К. А. СОБОЛЕВСКАЯ

ОСНОВНЫЕ МОМЕНТЫ ИСТОРИИ ФОРМИРОВАНИЯ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ТУВЫ С ТРЕТИЧНОГО ВРЕМЕНИ

ВВЕДЕНИЕ

Современный растительный покров и флора Тувы представляют интереснейший объект для ботанико-географического изучения. Тува входит в состав территории, которая на протяжении всей истории своего формирования с третичного времени находилась под совокупным влиянием двух противоположных начал: с одной стороны, умеренно теплого климата Сибири и населяющей ее тургайской флоры (позднее холодного и сухого климата плейстоцена), а с другой — формирующихся ксерофитных центров Средней и Центральной Азии.

Но вместе с воздействием климата, направляющим видообразование, решающую роль на территории, в которую входит современная Тува, сыграли грандиозные перестройки рельефа, вызванные третично-четвертичными горообразовательными процессами. Плейстоценовое оледенение, проявившееся в соседних с Тувой районах Алтая, Саян и на Восточно-Тувинском нагорье, сыграло также большую роль в эволюции флоры, направив видообразование в сторону выработки засухоустойчивых и холодостойких форм с крайне ксероморфной структурой.

Приспособление к этим новым условиям среды должно было выразиться не только в появлении новых, но и в сохранении тех видов, которые были созданы влиянием аридного режима. Таким образом, основная линия эволюции флоры и растительного покрова, которая наметилась с конца третичного периода, — прогрессирующее развитие ксерофитов и криоксерофитов и, наоборот, угасание очагов широколиственных лесов, которые нашли благоприятные условия для своей консервации в черневой тайге Алтая и Саян.

Если Н. В. Павлов (1929) по соотношению флор считает, что флора Хангая является дериватом алтайско-саянского центра, то в Туве резко проявляется принадлежность ее, с одной стороны, к этому же алтайско-саянскому центру, а с другой стороны, вместе с Чуйской степью юго-восточного Алтая, — к Котловине Больших Озер северо-западной Монголии. Заметно проявляющееся поясно-зональное расчленение Тувы усугубляет различие горной и равнинной пустынно-степной растительности. Но на обоих типах растительного покрова Тувы лежит печать ксерофилизации как основного, ведущего фактора во всей южной окраине Ангариды.

Изучение истории флоры и растительности Тувы проводилось на фоне достаточно детально изученных Алтая, Хакассии, Монголии и Средней Азии.

Как флора, так и растительность Тувы в пределах существующих административных границ генетически очень неоднородны. Если северо-восточная часть Тувы — Тоджинский район — представляет собой непосредственное продолжение Восточных Саян, юго-западную окраину, и выделяется в самостоятельную ботанико-географическую единицу — Присаянский горнотаежный район, то вся остальная, бо́льшая часть территории Тувы составляет единое целое вместе с юго-восточным Алтаем и северо-западной Монголией и выделена в особую ботанико-географическую единицу — Чуйско-Тувинскую подпровинцию Даурско-Монгольской провинции Евразиатской степной области (Соболевская, 1950). Как будет видно ниже, эта территория являлась и является самостоятельным центром видообразования. С другой стороны, ее географическое положение способствовало концентрации здесь мигрантов из соседних флористических областей.

I. ГЕОЛОГИЧЕСКАЯ ИСТОРИЯ ТУВЫ С ТРЕТИЧНОГО ВРЕМЕНИ В СВЯЗИ С РАСПРЕДЕЛЕНИЕМ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Вопросы истории формирования современного растительного покрова и составляющих его флористических элементов могут быть разрешены только при учете всех имеющихся историко-геологических документов, свидетельствующих об изменении физико-географической обстановки, особенно в течение третично-четвертичного времени.

В этом смысле для изучаемой территории имеет огромное значение история формирования Алтайско-Саянской дуги и Котловины Больших Озер северо-западной Монголии, т. е. сопредельных с ней областей. Несмотря на уже довольно детальную изученность геологического строения Тувы, до сих пор не имеется сводки об основных этапах формирования ее рельефа в третичное и четвертичное время, за исключением отдельных указаний на нахождение палеонтологических материалов, на проявление ледниковых форм рельефа и т. д.

Поэтому история геологического формирования территории Тувы может быть понята лишь в свете сопоставления имеющихся фактов и материалов с таковыми по Средней Сибири, Алтаю, северной Монголии, Прибайкалью и Забайкалью, освещенных в ряде работ В. А. Обручева, Д. В. Наливкина, А. Д. Архангельского, Б. Л. Личкова, Ю. М. Шейнмана, а особенно исследователей последних лет — Н. В. Думитрашко, Л. Г. Каманина, С. В. Обручева, М. С. Калецкой, Э. М. Мурзаева и др.

Северная оконечность северо-западной Монголии, отграниченная от основного массива почти широтно простирающимся хр. Танну-Ола и потому географически представляющая собой особую переходную во всех отношениях единицу, входит в состав древнейшей суши, в течение длительного времени на большей части своей территории не подвергавшейся морским трансгрессиям.

Тува относится к территории «древнего темени Азии» в понимании его в свете новейших исследований советских ученых (Думитрашко и Каманин, 1946). Как известно, это новое в понятие «древнего темени» было впервые вложено А. Д. Архангельским, Н. С. Шатским и др. (1937). Под этим понятием подразумевается наличие на территории «древнего темени» не только области прогиба, но и расчлененного горного рельефа, созданных энергичными вертикальными смещениями. Таким образом, выдвинутое Э. Зюссом и поддерживаемое В. А. Обручевым понятие «древнего темени Азии» претерпело значительный пересмотр. Н. В. Думитрашко

(1948а), рассматривая «древнее темя Азии» не как тектоническое, а как палеогеографическое понятие, относит к этой территории современную Туву, Восточные Саяны, южную окраину западного Забайкалья и север Монголии.

Для понимания истории флоры имеет большое значение то обстоятельство, что основной фундамент горных массивов Тувы сложен палеозойскими отложениями. М. Л. Лурье и С. В. Обручев (1948), исследовавшие северо-восточную Туву, утверждают, что в этой части, так же как и в Восточных Саянах, отсутствуют палеозойские отложения моложе кембрия. На всем пространстве «древнего темени Азии» известен морской палеозой, главным образом в Монголии, но известно также и то, что море не простиралось далеко на север или проникало туда только в виде отдельных заливов.

Как утверждают современные географы, основная физико-географическая обстановка Средней Сибири и Прибайкалья начиная с верхнего силура определяется длительным существованием континентальной суши с тенденцией к развитию на юге поднятий, обусловивших там в течение ряда эпох существование горного рельефа.

Конец юры и начало мела являются периодом, когда море окончательно отступает на восток и на территории южной части Средней и Восточной Сибири устанавливается континентальный режим. По мнению Э. М. Мурзаева (1949), начиная со второй половины мезозойского времени климат Центральной Азии имеет тенденцию к изменению в сторону засушливости.

Наряду с древним горным массивом, хотя и не превышающим высоты умеренной горной страны, на юге простиралась обширная депрессия с массой мелководных озер, в которых откладывался приносимый с гор материал, послуживший основой для континентальных отложений. Об этом свидетельствуют изученные З. А. Лебедевой (1937) юрские отложения во впадине оз. Хиргис-Нур.

Конец юры и начало мела характеризуются мощными тектоническими поднятиями. С. В. Обручев (1946б) считает, что в первой половине юры Восточные Саяны были сильно эродированной страной с рядом озер, в которых отлагались континентальные осадки: конгломераты, песчаники и сланцы с остатками растений.

Древний фундамент, заложенный в период варисцийских движений, продолжал дальнейшее свое оформление в течение нижнекиммерийской и ларамийской складчатости мезозоя. Территория Тувы в наследство от палео-мезозоя получила физико-географическую обстановку, характерными особенностями которой являлся среднегорный рельеф и в общем умеренный климат. Южнее, в пределах современной Котловины Больших Озер, была расположена, как и в настоящее время, озерная депрессия.

Более интенсивные по своей вертикальной мощности поднятия охватили всю южную Сибирь в третичное время. В прибайкальской части, по данным Н. В. Думитрашко (1948а), возраст третичных поднятий определяется срединой олигоцена.

Палеоботанические материалы, характеризующие климат и растительность олигоцена, имеются из Тункинской котловины, пограничной с восточной Тувой. Собранная Н. В. Думитрашко и определенная И. В. Палибиным коллекция характеризуется лесной флорой с преобладанием широколиственных и небольшой примесью хвойных пород. Из древесных пород во флоре преобладают: *Carpinus grandis* Ung., *Betula prisca* Et-

ting., *Alnus nostratum* Ung., *Ulmus plurinervia* Ung., *Tilia* sp. Подлесок состоит из *Salix varians* Goepp., *Sophora Schmidtiana* Heer и др. И. В. Палибин (1936) пишет, что, судя по составу растительности, этот лес был влажным и что в нем в изобилии произрастали крупные травы. Из хвойных отмечается *Taxodium tinajorum* Heer. По заключению автора, эта олигоценовая флора может быть сравнима с флорой Фушуна из Маньчжурии (Северо-Восточный Китай) и другими олигоценовыми флорами восточной Азии. Флора, собранная в Прибайкалье, содержит общих форм: с Сахалином 55%, с флорой Аляски 55% и с флорой Камчатки 30%. Руководящей формой этих флор служит *Trapa borealis* Heer, свидетельствующая о верхнеолигоценовом возрасте. Состав флоры олигоценового времени показывает преобладание в этом районе широколиственного леса умеренного климата, где сережкоцветные (граб, вяз, березы), а также липы были наиболее обычными породами.

Тункинская впадина имеет отложения, характер которых указывает на то, что они сносились с окружающих гор вместе с остатками растений, образовавших пласты каменного угля.

К верхнеолигоценовому же времени относятся излияния базальтов, обнаруженные в более южной части района, на границе с Монголией.

Наличие вертикальной поясности уже в миоцене подтверждают находки ископаемых растений, привезенных С. В. Обручевым в 1940 г. с Восточных Саян из района, пограничного с северо-восточной Тувой (окрестности оз. Назар-Нур), и определенные А. Н. Криштофовичем (1946а). Растения были найдены в прослоях среди базальтов. По пыльце и остаткам хвойных установлено наличие в этой ископаемой флоре ряда хвойных, *Carya*, орешника, дуба, березы, бука, липы, папоротника *Onoclea sensibilis* L. А. Н. Криштофович пишет, что саянское проявление флоры, вероятно, соответствует довольно позднему моменту третичного периода, может быть миоцену, и характеризует климат этой части территории как мягкий, с осадками, равномерно распределенными в течение всего года с температурой выше 1° С в течение, по крайней мере, 8 месяцев и выше 18° С в течение хотя бы 1 месяца, при температуре самого теплого месяца в 22° С.

Рельеф местности, где произрастала эта листопадная широколиственная флора, представлял собой выравненное плоскогорье, на юг от которого простиралась горная цепь.

Верхнетретичные осадки, именно плиоценовые, были обнаружены экспедицией Н. С. Зайцева в 1946 г. уже на территории самой Тувы, на южных склонах Восточного Танну-Ола в долинах рр. Холу и Деспен. Ранее в этом же месте, по устному сообщению геолога В. В. Когтева, были найдены третичные отложения с фауной пресноводных моллюсков, отнесенные В. А. Кузнецовым (1946а) к аквитанскому ярусу горного Алтая и, следовательно, к нижнему миоцену.

Фауна представлена остатками: Unio sp., Valvata piscinalis Müll. f. typ., Viviparum aff. tenuisculptus Martens. Из остатков позвоночных определены позвонки щук, представители группы сомовых, а среди костей млекопитающих — остатки метакарпы антилопы. Пресноводные моллюски в этих разрезах относятся к ассоциации смежных областей и характеризуют континентальные (озерно-речные) образования.

Обнаруженная здесь Valvata piscinalis Müll. в начале плиоцена была распространена в Сибири и в Средней Азии. Остатки костей антилопы лишь подтверждают плиоценовый возраст описываемой формации. Подобные континентальные отложения известны из Чуйской степи Алтая и

очень широко распространены в Монголии. Наиболее близки к ним территориально и по составу фауны ископаемые фауны из холмов Оши и окрестностей оз. Хара-Ус-Нур и Дургэ-Нур в западной Монголии, описанные М. Ф. Нейбург (1929) и Е. И. Беляевой (1937). Они также плиоценового возраста.

Если в пределах современной восточной Тувы (Восточно-Тувинское нагорье) в конце третичного времени уже существовал горный рельеф с ясно выраженной вертикальной поясностью и листопадной широколиственной флорой с примесью хвойных пород, то на равнинной территории современного Западного Танну-Ола еще господствовал озерно-речной ландшафт.

К третичной же флоре относится флора р. Бухтармы, описанная И. Шмальгаузеном как плиоценовая (Schmalhausen, 1887), однако возраст этой флоры А. Н. Криштофовичем (1946б) повышен до миоцена. Она включает в себя целый ряд хвойных и широколиственных пород. Большую роль в ней играют сережкоцветные: *Betula, Alnus, Populus, Salix* и др. К нижнемиоценовой флоре И. В. Палибиным (1933) и М. Ф. Нейбург (1928б) отнесена зайсанская третичная флора Ашутаса, привлекшая большое внимание геологов и палеоботаников.

Ископаемые флоры Китая в настоящее время изучены достаточно хорошо благодаря работам А. Н. Криштофовича, Чени (Chaney) и других авторов. На этой территории с мелового периода наблюдается относительное постоянство климатических условий, которые не претерпели резких изменений даже в ледниковое время.

Так, в Фушуне для олигоцена, по данным И. В. Палибина (1936), господствующими были леса с преобладанием голосеменных *Sequoia, Glyptostrobus,* а также лиственных: бука, тополя, ольхи и др. Вечнозеленые элементы в этих лесах представлены слабо. В провинции Шаньдун в миоценовых отложениях собрана коллекция, определенная Чени и У (Chaney and Hu, 1940). Она состоит из *Acer, Juglans, Tilia, Ulmus, Carpinus, Ficus, Lindera, Pueraria, Mallotus*. Последние четыре рода в настоящее время произрастают в Японии и в более южных районах юго-восточной Азии.

Известная «флора Куча», объединенная Чени под этим названием, определена им из плиоценовых отложений северо-восточного Тибета и провинций Ганьсу и Синьцзян. Флора всех этих провинций сходна между собой. В современной флоре она имеет свои эквиваленты, например *Populus euphratica* B. Fedtsch., *Ulmus pumila* L. На основании анализа «флоры Куча» Чени пришел к выводу, что климат этого времени в указанных районах был уже сухим, но и более влажным, чем в настоящее время. Осадков выпадало около 250—300 мм в год.

Алтай как горная страна сформирован на границе палеозоя и мезозоя в последнюю фазу варисцийской складчатости. К началу третичного времени эрозионно-денудационные процессы превратили его в пенеплен.

В палеогене образовались чуйская и курайская депрессии. В олигоцене Чуйская степь уже находилась на значительной высоте. В конце неогена горообразовательными процессами Алтай снова превратился в складчато-глыбовую страну. По мнению А. В. Аксарина (1938), флора Чуйской степи этого периода отличалась значительной бедностью, в то время как на остальном Алтае господствовала тургайская флора из *Juglans, Populus, Alnus, Salix, Quercus, Pinus, Tsuga, Tilia, Pterocarya.*

Миоцен в Сибири характеризуется дальнейшим развитием тургайской флоры. Для этого времени характерны широколиственные леса из

Populus, Acer, Salix, Pterocarya; в обширных водоемах росли *Trapa* и *Salvinia*. На юге Средней Азии и в Монголии продолжают развиваться аридные условия. Имеется много указаний на нахождение в Монголии травоядных животных (Криштофович, 1930, 1936).

В конце третичного времени, когда в Сибири вследствие мощных горных поднятий развивается флора горной тайги в альпийской области, Алтай, по мнению ряда геологов (В. А. Обручева, А. В. Аксарина, В. П. Нехорошева, Л. А. Рагозина и др.), как горное поднятие уже сформировался почти в настоящем виде. Он в это время был покрыт черневой тайгой. Монголо-сибирский водораздел был отодвинут в сторону центрального и северо-западного Алтая, а юго-восточный Алтай гидрографической сетью был связан непосредственно с Монголией.

Существование в настоящее время на Алтае такого района монгольской растительности и флоры, как Чуйская степь, ограниченного с запада и севера тектоническими линиями, свидетельствует о том, что в третичные эпохи все это пространство было значительно ниже и представляло собой часть монгольского водосбора. Пояс черневой тайги не подвергался столь сильной аридизации в силу своего высокого по рельефу положения.

Для Монголии, особенно северной, и для Кентея имеется большое количество материалов, свидетельствующих о существовании на данной территории в течение длительного времени континентального режима. Впадины Центральной Азии, существовавшие уже в дочетвертичное время, получили окончательное оформление в четвертичном периоде. Они образовались в результате мощных тектонических движений.

Еще в 1895 г. В. А. Обручевым по находке зуба третичного носорога было сделано заключение, что отложения впадин континентальные, а не морские, а позднее было установлено, что ханхайские отложения принадлежат замкнутым мелким бассейнам и относятся по возрасту к плиоценовым.

Наиболее полная сводка о третично-четвертичной истории Монголии дана в работах Э. М. Мурзаева (1948а, 1949, 1952).

Из всего изложенного можно сделать вывод, что к концу третичного периода в плиоцене облик флоры имел уже все типичные современные черты. Для значительной части рассматриваемой территории южной Сибири была характерна таежная флора современного типа. Вместе с этим рядом исследователей в древнем аллювии Приольхонского края отмечаются представители степной флоры, свойственной северной Монголии.

На основании имеющихся материалов Н. В. Думитрашко (1948б) утверждает, что следует принять дочетвертичное проникновение флоры степных элементов из Монголии в Сибирь (вопреки установившемуся мнению, что проникновение степных элементов на север могло происходить в ксеротермическую эпоху). По видовому составу пыльцы и спор из разных мест Прибайкалья и Забайкалья автор заключает, что степи были холодные и представляли собой особую формацию «болото—степь».

Если принять во внимание среднегорный рельеф, межгорные депрессии и безусловно уже господствовавший в плиоцене аридный режим климата северной Монголии, Тувы, Прибайкалья и Забайкалья (В. А. Обручев, Э. М. Мурзаев, Н. В. Думитрашко, Л. Г. Каманин), то нам кажется, что это предположение имеет гораздо больше основания, чем установившийся взгляд о миграции ксерофитных форм на север в ксеротермическую эпоху, когда новейшая тектоника уже сформировала горный рельеф южной Сибири в его современном виде.

Значительное продвижение степных элементов в пределах Средней Сибири в плиоцене не только не было опровергнуто в последующее время, но, наоборот, получило свое подтверждение.

Данное положение не входит в противоречие с мнением, высказанным И. М. Крашенинниковым, что в плейстоцене территория южной Сибири была покрыта особым типом растительности — «плейстоценовым флористическим комплексом» (1937, 1939). Этим только подтверждается, что флора плейстоцена южной Сибири уже была обогащена монгольскими элементами, которые, в свою очередь, подвергались здесь значительному изменению.

Оно не находится в противоречии и с новейшими представлениями о тектонике, которые не только не опровергаются а, наоборот, в последнее время подтверждаются целым рядом исследователей (Обручев, 1947, 1948; Зайцев, 1947; Мурзаев, 1948б, 1949; Думитрашко, 1948а, 1948б, и др.).

В работе, посвященной флоре и растительности Карпат, М. Г. Попов (1949) на основании трудов И. К. Пачоского (1910), Н. М. Страхова (1937) и др. приходит к мысли о необходимости признания того, что современные степи Евразии частично уже существовали в плиоцене. Ареал слагающих эти степи растений был во многих случаях разорван плейстоценовыми изменениями климата.

Решающая роль в развитии современного лика растительного покрова принадлежит последнему по времени третично-четвертичному орогенезу. В. А. Обручев (1936б, 1947б, 1947в, 1948) с большой настойчивостью отстаивает идею неотектоники, понимая под ней структуры земной коры, созданные при самых молодых ее движениях, происходивших в конце третичного и в первой половине четвертичного времени.

Д. В. Наливкин (1928) говорит о молодости рельефа Памира, Б. Л. Личков (1928) допускает четвертичный возраст Кавказа, гор Средней Азии и Гималаев, Н. В. Думитрашко (1948а) указывает на молодость рельефа юго-восточной Сибири. О молодых поднятиях в пределах Тувы имеются данные у М. Л. Лурье и С. В. Обручева (1948), установивших в ряде мест излияние четвертичных базальтов.

В хр. Танну-Ола были обнаружены дислоцированные плиоценовые отложения, указывающие на существование очень молодых, повидимому конца плиоцена—начала четвертичного периода, движений в этой области, сыгравших значительную роль в формировании современного рельефа и частично усложнивших ранее созданную тектоническую структуру.

Наконец, на третично-четвертичные движения хр. Танну-Ола и других горных хребтов Тувы указывают В. П. Маслов (1948) и В. А. Кузнецов (1948). В. П. Маслов на основании исследований в северной части Убса-Норской котловины и южных отрогов хр. Танну-Ола делает вывод, что берег древнего третичного оз. Убса-Нор был значительно дальше современной предгорной зоны, может быть на месте собственно хр. Танну-Ола (стр. 49). Хр. Танну-Ола, поднявшийся в мезозое, находился севернее своего современного положения. В позднетретичное и четвертичное время продолжалось поднятие этого хребта и опускание отдельных его частей.

В. А. Кузнецов (1948) также уделяет внимание новейшим движениям. В частности, рассматривая вопрос об альпийских и современных поднятиях горного узла юго-западной Тувы — хр. Цаган-Шибэту, он отмечает, что следы крупных четвертичных блоковых поднятий здесь очень заметны.

Об относительной молодости этих движений можно судить по свежести форм рельефа, слабо измененных эрозией, а также по тому, что в этом высокогорном районе, сохранившем современные ледники, следы предыдущих оледенений сравнительно незначительны. Поэтому возникает предположение, что в периоды крупных древних оледенений соседнего горного Алтая данный район представлял собой относительно пониженную область, являвшуюся частью смежной степной северо-западной Монголии, и возник как высокогорный район после предпоследнего оледенения Алтая.

Датировка В. А. Кузнецова несколько расходится с указанной З. А. Лебедевой (1937), которая считает, что гидрографическая система верхнего Енисея имела связь с Монголией. Эта связь прекратилась с поднятием Танну-Ола, которое произошло после первого оледенения. А. И. Левенко (1950) считает, что к концу мезозоя вся страна процессами эрозии нивелируется и приближается к почти равнине. В кайнозойское время наступает бурное оживление глыбовых движений, захватывающих всю территорию Тувы. Молодость этих движений, помимо многочисленных геоморфологических фактов и частых землетрясений, подтверждается интенсивной дислоцированностью плиоценовых отложений. В современном высокогорном рельефе Тувы наблюдается тесное переплетение форм, несущих на себе печать глубокой древности, с совсем юными, что позволяет заключить, что рельеф этой страны исключительно молодой и что он возник на месте древней почти равнины в результате юных глыбовых движений. Следовательно, исследователи Тувы не расходятся в мнении о том, что окончательное оформление хр. Танну-Ола (это касается, как видно из цитированных работ, главным образом Западного Танну-Ола) произошло в четвертичное время. Иначе говоря, в течение всего длительного дочетвертичного времени Тувинская котловина имела непосредственную связь с Котловиной Больших Озер Монголии и степные и пустынные элементы последней имели возможность проникновения не только на территорию Тувы, но также и в пределы Минусинской котловины. Важно то, что до четвертичного оледенения имелась возможность свободной миграции прастепных монгольских элементов в пределы Тувы и, может быть, южной Сибири и что формирование минусинско-хакасских степей шло в значительной степени под влиянием древнего центральноазиатского флористического центра, о чем свидетельствуют работы В. В. Ревердатто (1940, 1947а) и К. А. Соболевской (1946, 1947а, 1947б, 1950). Но трасса, по которой могла происходить миграция ксерофитных элементов на север, видимо, в пределах Тувы была довольно узкой. Она объединяла пространство, лежащее к северу от оз. Убса-Нор, территорию современного хр. Западный Танну-Ола и юго-западную Туву, соединенную, в свою очередь, с Чуйской степью, отгороженной от Алтая монголо-сибирским водоразделом. На большую общность флор этих территорий указывает анализ эндемизма тувинской флоры. Это положение подтверждается и приведенным выше, правда весьма скудным, палеоботаническим материалом. Что касается восточной Тувы — современного Восточно-Тувинского нагорья, то на основании палеоботанических материалов приходится признать, что на протяжении всего длительного периода, начиная с первой половины юры, эта территория представляла горную страну, уже в олигоцене покрытую листопадными широколиственными лесами. Отсюда, а также и с Алтая могло идти заселение лесными элементами значительно позднее возникшего Западного Танну-Ола.

О том, что уже в неогене существовали различные флористические провинции с наличием степей, отмечается во многих геологических работах (Страхов, 1937). Поэтому с большой вероятностью можно утверждать, что плиоценовые степи Монголии, языком врезавшиеся на север в пределы южной части Средней Сибири, имели иное происхождение, чем прочие евразиатские степи, и потому в настоящее время имеют в значительной степени отличный от них видовой состав, насыщенный монголо-сибирскими, монголо-даурскими и центральноазиатскими видами. Поднятия конца третичного и начала четвертичного времени, последовавшие за излиянием покровов базальтового плато, привели к омоложению рельефа.

Окончательное оформление современного горного и высокогорного рельефов произошло в плейстоцене. М. А. Усов (1936) писал, что рисская фаза тектогенеза является одной из более мощных горообразовательных фаз истории Земли. Формирование горного рубежа — хр. Танну-Ола, отделившего собственно Туву от северной Монголии, как мы видели, произошло также во время ледникового периода.

Следы древнего оледенения на территории современной Тувы более или менее интенсивно выражены лишь в ее восточной и юго-западной частях. На хр. Танну-Ола и на хребтах западной Тувы они настолько скудны, что это дает основание геологам считать, что эти горные сооружения в современном виде оформились после первого (Лебедева, 1937) или, точнее, после предпоследнего (соответствующего рисскому) оледенения (Кузнецов, 1946а). Для северо-восточной Тувы, согласно М. Л. Лурье и С. В. Обручеву (1948), доказанными могут считаться два оледенения. Первое (предпоследнее, соответствующее рисскому, типа шпицбергенского) захватило всю северо-восточную часть Тувы. Следы его перекрыты и уничтожены последним оледенением и эрозией. Последнее оледенение (соответствующее, возможно, вюрмскому) имело также грандиозные размеры и захватило всю изученную нами площадь. Центрами оледенения были альпийские цепи современного рельефа, гольцы и плоскогорья выше 2000 м. Мощные ледники, стекавшие со всех цепей и плоскогорий северо-восточной Тувы, сливались в два огромных ледника, следовавших по долине Бий-Хема и по Тоджинской впадине.

Почти аналогичный ход событий постплиоцена для Кентея описывает В. А. Обручев (1947а), считающий, что следы оледенения в этой горной стране принадлежат последней ледниковой эпохе. Для Монголии большинством исследователей также принимается двукратное оледенение. Для Монгольского Алтая А. Х. Иванов (1949), основываясь на данных Гранэ и В. В. Сапожникова, выделяет три эпохи оледенения.

Создавший новые водоразделы четвертичный горообразовательный процесс изменил климат и ландшафты северо-западной Монголии, и вместе с этим изменилось направление стока гидрогеографической сети, что подтверждается многочисленными данными биогеографии (Колосов, 1939; Калинина, 1948; Альбицкая, 1946).

Смещение линии водоразделов и усыхание водных бассейнов оставило свои документы в юго-восточном Алтае и прилежащем к нему Монгун-Тайгинском районе Тувы. Однородность флоры этих районов, их общность с флорой Монголии, выражающаяся в наличии особой группы чуйско-монгольских эндемов, и ряд мертвых озер (оз. Кошаты-Нур), некогда заполнявших пустынно-степные долины, открывающиеся в Монголию, все это свидетельствует о правильности взглядов геологов о смещении линии водораздела, вызванном четвертичным горообразованием.

Степи конца третичного времени, будучи поднятыми на значительную высоту, коренным образом видоизменились, подверглись процессу криофилизации и слились с растительностью альпийского пояса, в свою очередь пополнившегося ксерофилизированными элементами.

Таким образом, основные этапы формирования рельефа Тувы могут быть сведены к следующим моментам.

1. К концу третичного времени центральная часть Тувы широким протоком, лежащим на месте современного хр. Западного Танну-Ола и Монгун-Тайгинского горного узла, соединялась с одной стороны с Монголией, а с другой — с Туранской и Убсинской котловинами и, возможно, с Минусинской и Абаканской.

2. Вместе с этим уже с олигоцена на месте современного Восточно-Тувинского нагорья существовала среднегорная страна, покрытая листопадной флорой с примесью хвойных. На основании имеющихся палеоботанических и палеогеографических данных есть основание утверждать, что плиоцен (а возможно, и миоцен) являлся временем сосуществования в этом переходном поясе южной Сибири, с одной стороны, горнолесных, а с другой — степных формаций. Последние имели возможность миграции далеко на север, в пределы Средней Сибири.

3. Третично-четвертичный горообразовательный процесс, значительно омолодивший древний рельеф, создал мощные горные сооружения, в том числе и горный рельеф Тувы в его современном виде, изменил лик гидрографической сети и характер климата и вызвал смещение широтной зональности вклинившимися горными системами. Этот процесс благодаря появлению «горных заслонов» привел к формированию замкнутых озерных котловин и усилению аридизации климата.

4. На большей части территории Тувы следы древнего оледенения почти не выражены, что свидетельствует о поднятии хребтов в конце ледниковой эпохи. Вслед за отступлением ледника наступила эпоха ксеротермического режима, относительно теплого и сухого климата. О наличии криоксерического периода на территории Тувы можно говорить лишь в смысле наличия холодно-сухих условий в горных районах, где происходила консервация и криофилизация прастепных плиоценовых степных элементов флоры, обогатившихся за счет представителей «плейстоценового флористического комплекса».

5. Основными путями миграции флоры с плиоцена являлись не горы, а озерно-речные долины. Поэтому степная растительность прошла два этапа своей эволюции: дочетвертичный, связанный с плиоценовыми миграциями на север, и послеледниковый, когда произошло слияние прастепных элементов с альпийскими и криоксерофилизация последних.

II. АНАЛИЗ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ТУВЫ

В основе изучения флор лежит монографический метод, исходящий из всего комплекса признаков изучаемой флоры и являющийся основным в современной генетической географии растений. География растений накопила богатый материал в этой области по различным систематическим единицам. Применение этого метода, блестяще развитого у нас в Советском Союзе, дало уже значительные результаты. Кроме него, в познании истории флоры значительное развитие получил метод исследования географических элементов на основе анализа современного географического распространения растений. Однако в настоящей работе этот метод нами использован лишь частично, для того чтобы показать общую картину

географического распространения видов. В анализе флоры Тувы мы по возможности используем все доступные нам материалы по сопредельным странам.

Приведенные ниже данные флоро- и ценогенетического анализа являются лишь первой попыткой осветить в доступном нам объеме имеющийся материал и дать лишь некоторые штрихи, чтобы можно было наметить основные направления формирования флоры и растительности Тувы с третичного времени и определить, с одной стороны, те центры, из которых Тува получила основное ядро своей флоры, а с другой — выявить те миграционные потоки, на пути которых лежала исследуемая территория в период коренной послетретичной перестройки растительного покрова Азии. Тем самым мы сделаем первую и, конечно, еще весьма несовершенную попытку определить место флоры Тувы во флоре Азии.

В основном при решении этих вопросов нами были использованы методы флорогенетического и ценогенетического анализов и, в частнсти, анализ реликтовой и эндемичной флор Тувы; как введение к этим анализам дан общий эколого-географический очерк флоры.

Некоторые данные эколого-географического анализа флоры Тувы

Ареалологический анализ флоры Тувы, как и следовало ожидать, выявляет абсолютное господство видов, площадь распространения которых лежит в пределах Азиатского континента, в котором виды обнаруживают тяготение к горным и высокогорным местообитаниям.

Видов, распространенных только в пределах Азии, в Туве 642, на территории Евразии — 364 и во всей Голарктической области — 242. Остальные немногие виды свойственны преимущественно европейской части Евразиатского континента и являются сорными и широко распространенными видами.

Растения голарктического типа — это преимущественно бореальные лесные виды, приуроченные к горнолесному поясу хр. Танну-Ола. Сюда относится, например, крупная группа осок, криофильная природа которых и обширный циркумбореальный ареал свидетельствуют о широком распространении их еще в доледниковую эпоху, а также в период оледенения, где они нашли свое место в перигляциальной зоне ледника. Это *Carex diandra* Schrenk, *C. tenuiflora* Whlb., *C. canescens* L., *C. disperma* Dew., *C. capitata* L., *C. limosa* L., *C. irrigua* Whlb., *C. pauciflora* Lightf.

Часть аркто-высокогорных растений этого типа проникает далеко на юг в пределы горных сооружений Средней и Центральной Азии. Таковы *Trisetum spicatum* (L.) Richt., *Poa alpina* L., *Festuca supina* Schur., *Lloydia serotina* (L.) Rchb., *Cerastium cerastoides* Britt., *Thalictrum alpinum* L. и др. В голарктическом типе заслуживает интереса группа растений, основной ареал которых лежит в Азии и в западном секторе Северной Америки. Это *Polypodium virginianum* L., *Salix fuscessens* Anderss., *Stellaria umbellata* Turcz., *Minuartia arctica* (Stev.) Arch. et Gr., *Draba lanceolata* Royle и др. Почти все эти растения обитают в горных и высокогорных областях Азии, и лишь немногие из них заходят также в арктическую зону.

Большую часть евразиатской группы растений составляют также бореальные, лесные виды. Почти все они произрастают в горнолесном поясе хр. Танну-Ола и Восточно-Тувинского нагорья.

Значительную группу составляют также степные виды, имеющие евразиатский ареал (134 вида). Растения этой группы служат или эдифика-

торами равнинно- и горностепных группировок, как, например, *Diplachne squarrosa* (Trin.) Max., *Festuca pseudovina* Hack., *Iris flavissima* Pall., *Statice Gmelini* Willd., или массово произрастают на засоленных субстратах (представители сем. *Chenopodiaceae*), или же обитают на болотах, болотистых сырых лугах и по окраинам водоемов. Пустынные, горные, высокогорные и аркто-высокогорные виды играют здесь весьма подчиненную роль.

Растения, свойственные европейской части Евразиатского материка, представлены во флоре Тувы всего лишь тремя видами: *Trifolium hybridum* L., *Veronica theucrium* L., *Galium vernum* Scop., причем последние два имеют почти целиком европейский ареал, доходя на западе до Урала или переходя через него, имея изолированные местонахождения лишь на Алтае и в Туве; *Trifolium hybridum* как заносное найден во многих местах Западной и Восточной Сибири.

При анализе флоры Тувы наибольший интерес представляет группа растений, распространенных только в Азии. Эти азиатские растения экологически весьма разнородны. Любопытно, что ровно половина их относится к горнолесным, горностепным и высокогорным видам.

Сопоставление ареалологического анализа с таковым, проделанным другими авторами по некоторым семействам Сибири, дает аналогичную картину. При анализе злаков В. В. Ревердатто (1947б) было установлено, что больше половины их (110 из 218) составляют азиатские эндемы. Анализ лапчаток Средней Сибири показал, что значительное число видов рода *Potentilla* L. принадлежит также к азиатским эндемам и главным образом к монголо-сибирским видам. Проделанный нами (1946) анализ осок Средней Сибири также показал абсолютное господство азиатских аборигенов.

Что в сложении флоры Тувы, лежащей в центре Азиатского материка, значительная роль принадлежит видам азиатского происхождения, нет ничего удивительного. Однако при анализе истории этой флоры необходимо установить, какая именно часть Азиатского континента сыграла решающую роль в формировании флоры нашей территории. На востоке виды азиатской группы входят в пределы Дальнего Востока, японо-китайской флористической области, а иногда и Камчатки. На западе и северо-западе ареал их ограничивается горными системами Средней и Центральной Азии и Уралом.

По своей экологической природе это типичные мезофиты — растения луговых, лугово-лесных и открытых лесных ценозов. В эту группу из флоры Тувы входят: *Carex Caroi* Freyn., *Zygadenus sibiricus* L., *Rubus sachalinensis* Leveil., *Empetrum subholarcticum* V. Vassil., *Lonicera altaica* Pall., *Senecio octoglossus* DC. Многие растения этой группы представляют большой интерес, так как они входили в состав «плейстоценового флористического комплекса», занимавшего обширную территорию Евразии к югу от ледника. Безусловно, родиной многих из этих растений, например *Zygadenus sibiricus* L., *Gentiana barbata* Froel., *Carex perfusca* Krecz., *Lathyrus Gmelini* Fritsch и ряда других, были внутренние части Азиатского материка. Почти все эти растения не имеют широкого распространения в Туве, лишь довольно редко встречаясь в горных районах.

Неморально-лесной элемент включает в свой состав 14 видов тувинской флоры. Это мезофиты, обитатели светлых лесов и лугов восточной Азии, северный предел распространения которых — горы южной Сибири, а иногда и Урал.

Некоторые из этих растений, например *Corydalis remota* Fisch., *Spiranthes sinensis* (Pers.) Ames., *Delphinium Maackianum* Rgl., свойственны китайско-японской области, а иногда и Гималаям и в Туве имеют единичные изолированные местообитания. Такой вид, как *Orchis salina* Turcz., занимает сплошной и довольно обширный ареал от Алтая, Саян и Даурии до Тибета. Очень интересный, вытянутый в широтном направлении ареал имеют: *Cerastium pauciflorum* Bge., *Vicia unijuga* A. Br., *Hypericum ascyron* Mill., *Halenia corniculata* Druce, *Gentiana macrophylla* Pall. Восточные границы распространения этих растений лежат в Японии, Корее, Северо-Восточном Китае (Маньчжурии) и в Приморье. В Монголии они обитают лишь в горах северной части. На западе некоторые из них, например *Halenia corniculata* Druce и *Cerastium pauciflorum* Bge., имеют изолированные местонахождения на Урале и далее уже не встречаются. *Halenia corniculata* Druce, кроме сплошного и обширного азиатского ареала, лежащего в пределах северной Монголии, Читинской области, южной части Якутской АССР, побережья Охотского моря и японо-китайской области, известна из нескольких изолированных местонахождений в Сибири (Томск и его окрестности, Мариинск, на Алтае — по берегам Телецкого озера и в верховьях Чулышмана, в долине р. Бухтармы и в окрестностях Катон-Карагая) и на Урале между 57 и 59° с. ш. (Крылов, 1935, VIII).

Весьма сходный азиатский ареал имеет *Cerastium pauciflorum* Bge.; по данным П. Н. Крылова (1931, V) и Б. К. Шишкина (Крылов, 1936, VI), после значительного перерыва в Западной Сибири он вновь появляется в изолированном местонахождении на Урале.

Cerastium pauciflorum Bge. входит в секцию *Strephodon* Ser. в ряд *Leiopetala* Fenzl., виды которого почти все (за исключением одного кавказского *C. undulatifolium*) имеют азиатский ареал и принадлежат к растениям, обитающим в хвойных и смешанных лесах, на лугах и в зарослях кустарников.

Можно думать, что эти растения когда-то были распространены до Урала, регрессировали во время плейстоценового оледенения и сохранились там, а также в отдельных местах Западной Сибири в качестве реликтов. Все виды, входящие в анализируемую группу, не идут на север далее 60° с. ш., кроме *Cerastium pauciflorum* Bge., северным местонахождением которой служит изолированный район у сел. Дудино на Енисее.

Большую группу составляют виды, относящиеся к сибирскому (18 видов) и монголо-сибирскому (12 видов) типам ареалов. Виды монголо-сибирской группы имеют более или менее обширный ареал, раскинутый от Монголии до северной Якутии. Дефекты ареала свойственны здесь главным образом западной части. Например, *Corydalis sibirica* Pers., *Geranium pseudosibiricum* I. Mayer и др., кроме сплошного азиатского (монголо-сибирского) ареала, найдены в изолированных местонахождениях на Урале. Вид *Corydalis sibirica* относится к азиатской секции *Microcarpos* M. Pop., в которой, по данным М. Г. Попова (Флора СССР, т. VII, 1937), содержится 8 видов, являющихся, кроме одного американского вида [*C. flavula* (Raf.) DC.], целиком азиатскими, причем 2 из них распространены исключительно на Дальнем Востоке и в японо-китайской области (*C. Raddeana* Rgl. и *C. ochotensis* Turcz.), 2 свойственны Гималаям (*C. filiformis* Royl и *C. longipes* DC.) и 3 широко распространены в Монголии, Восточной Сибири, на Алтае, а *C. capnoides* (L.) Pers. и *C. sibirica* Pers. — и на Урале. При этом *C. sibirica* известен на Урале в изолированном местонахождении. В Туве виды монголо-сибирской бореальной

группы приурочены к горным лесам хр. Танну-Ола и Восточно-Тувинского нагорья.

Интересную в историко-флористическом отношении группу представляют растения, ограниченные в своем распространении обширной территорией светлых смешанных, лиственичных и темнохвойных лесов Алтая, Саян и Хангая, а иногда и Тянь-Шаня. Из тувинской флоры в эту группу входят: *Roegneria transbaicalensis* Nevski, *Carex orthostachys* C. A. M., *Ribes atropurpureum* C. A. M., *Spiraea flexuosa* Fisch., *Lathyrus Gmelinii* Fritsch, *Astragalus secundus* DC., *Brunnera sibirica* Stev. и др. Анализ ареалов этих растений дает основание думать, что они входили в обширную группу «плейстоценового флористического комплекса», занимавшего территорию южной Сибири и отчасти северной Монголии и Тувы.

Одну из характернейших и обширных в количественном отношении групп флоры Тувы составляют степные азиатские, включающие 167 видов, из которых почти половина имеет монголо-южносибирский ареал. Одна их часть распространена от Даурии до Урала, другая — лишь в Монголии и Даурии, например *Poa transbaicalica* Roshev., *Thalictrum squarrosum* Stef., *Geranium transbaicalicum* Serg., *Statice aurea* L., *Cymbaria dahurica* L. и др., третья — в Туве и Хакассии (*Calamagrostis koibalensis* Steph., *Poa Krylovii* Reverd., *Carex displodens* Pritz.); часть из них имеет более обширный ареал — от Даурии до Алтая (*Stipa grandis* P. Smirn., *Agropyrum pseudoagropyrum* Franch., *Allium Stellerianum* Willd., *Stevenia cheiranthoides* DC., *Potentilla tanacetifolia* Willd., *Caragana pygmaea* DČ., *C. splendens* B. Schischk., *Tulipa uniflora* (L.) Bess., *Oxytropis aciphylla* Ldb. и многие другие).

Наконец, наиболее крупную группу во флоре Тувы составляют виды, особенно хорошо приспособившиеся к условиям степной и лесостепной зоны южной Сибири. Из них упомянем *Puccinellia tenuiflora* (Turcz.) V. Krecz., *Carex duriuscula* C. A. M., *C. enervis* C. A. M., *Oxytropis soongorica* (Pall.) DC., *Sedum pallescens* Freyn., *Astragalus austrosibiricus* B. Schischk., *Bupleurum multinerve* DC., *Dianthus versicolor* Fisch., *Artemisia commutata* Bess. и др.

Экология всей этой группы видов весьма разнообразна. Это обитатели степей, каменистых склонов, остепненных и солонцеватых лугов, разреженных лесов и лесных полян. Здесь выступает огромная роль Хангая, Алтая, Саян и Танну-Ола в формировании целых систематических групп, как, например, луков, ковылей, караган и многих других.

Среди монголо-южносибирских видов обращают на себя внимание 3 вида караган, играющие в Туве ландшафтную роль. Если принять точку зрения В. Л. Комарова, что один из центров видообразования лежит в Котловине Больших Озер Монголии и что *Caragana splendens* B. Schischk. является производным ряда *Pygmaea*, то становится понятным значение в растительном покрове Тувы, которое имеют различные виды этого рода, появившиеся в результате влияния оледенения и последующих за ним периодов ксерофилизации.

Большая часть растений, входящая в монголо-южносибирскую группу, по всей вероятности относится к эдификаторам перигляциальных степей и сформировала свой ареал во время плейстоценового оледенения, когда на большей части своего доледникового ареала она была уничтожена. Для части этих степных видов горные районы южной Сибири явились центром, где происходили процессы их ксерофилизации и криофилизации.

Пустынно-степная флора Тувы представлена 68 видами. Это растения пустынных степей и полупустынь, которые нередко по пустынно-степным

долинам горных рек заходят далеко в горы. И здесь наряду с широко распространенными азиатскими видами выделяется монголо-южносибирская группа. Лишь очень немногие из них имеют широкое распространение во всей южной части северной половины Азиатского континента (например, чий — *Lasiagrostis splendens* Kunth. и немногие другие), бо́льшая же часть относится к пустынно-степным среднеазиатским, центральноазиатским, монгольским или южносибирским видам.

Центральноазиатская группа во флоре Тувы содержит 15 видов. Особенно интересны из них ковыли ряда *Barbatae* Roshev., играющие значительную роль в сложении пустынно-степных группировок Тувы, именно *Stipa orientalis* Trin. и *Stipa glareosa* P. Smirn. Все виды, входящие в эту группу, обитают преимущественно в Монголии или в Джунгаро-Кашгарии или на всей этой территории, заходя иногда и в пределы Средней Азии. По данным А. А. Юнатова (1950), *Stipa glareosa* — это основной вид, слагающий травостой пустынных степей Монголии на бурых защебненных почвах. На юго-востоке этот вид частично замещается *Stipa gobica* Roshev. и *Stipa Klementzii* Roshev. *Stipa glareosa* — эдификатор пустынных степей южной Тувы; *Stipa orientalis* более широко распространен в степях Тувинской котловины; вообще ареал этого растения более обширен, на западе он доходит до Каспия. Редок в Туве третий вид ковыля — *Stipa breviflora* Griseb. Характерно, что Центральная Азия, служившая центром формирования ковылей ряда *Barbatae* Roshev., сыграла значительную роль в формировании флоры ковылей Тувы, которые являются здесь ведущими в степных и пустынно-степных ценозах. В то же время этот ряд в Сибири представлен лишь двумя видами — *Stipa caucasica* Schmalh. и *S. orientalis* Trin. (Ревердатто, 1947б).

Из прочих видов центральноазиатского степного центра заслуживают внимания *Atraphaxis pungens* Jaub. et Spach, обычно обитающий на бесплодных субстратах, *Echinopsilon divaricatum* Kar. et Kir., свойственный лишь пустынным степям южной Тувы, и *Anabasis brevifolia* C. A. M. с монголо-тибетским ареалом, обитающий в Туве на такырах у оз. Убса-Нор и других соленых озер Убсинской котловины.

Интересны также во флоре Тувы пустынный вид — *Hololachne soongorica* (Pall.) Ehrh., изредка встречающийся на солонцах и солончаках Убсинской котловины, и *Artemisia rutifolia* Steph., обитающая в значительном количестве в юго-западной Туве, а также в северо-западной Монголии, Джунгарском Алатау, Тянь-Шане, Памиро-Алае и Афганистане (Крылов, 1949, XI).

Из видов, свойственных пустыням и пустынным степям Средней Азии, в Туве произрастают: *Stipa kirghisorum* P. Smirn., *Nanophyton erinaceum* (Pall.) Bge., *Haloxylon persicum* Bge., *Dianthus ramosissimus* Pall., *Hypericum lactiflorum* Kar. et Kir.

Все эти растения в Туве найдены в изолированных местонахождениях, приуроченных или к западной части Тувинской котловины (бассейн р. Хемчик), отличающейся пустынным климатическим режимом, или к Убсинской котловине, прилегающей к северной оконечности Котловины Больших Озер северо-западной Монголии. Достаточно обильно встречаются в крупно ковыльно-полынных степях северной Тувы только *Stipa kirghisorum* P. Smirn. да *Nanophyton erinaceum* (Pall.) Bge. — эдификатор пустынно-степных ценозов.

Изолированные местонахождения всех этих растений и принадлежность к среднеазиатскому пустынному флористическому центру видообразования, а также характер местообитаний свидетельствуют о реликтовом

их положении во флоре Тувы и о проникновении на ее территорию в достаточно отдаленные времена. Проникновение *Nanophyton erinaceum* в Тувинскую котловину должно быть отнесено к дочетвертичному периоду, когда не произошла еще перестройка рельефа и не оформился в современном виде хр. Западный Танну-Ола. Трудно без соответствующего материала судить об ареале этого растения в Монголии в плиоцене, но современные дизъюнкции в его ареале указывают на то, что этот типичный представитель пустынь Азии был распространен по всей западной Монголии, Тувинской котловине до южных склонов Монгольского Алтая (Юнатов, 1950) и далее через Джунгарию до Средней Азии. Продвижение пустынных элементов и, в частности, *Nanophyton erinaceum* на север может быть связано с плиоценовым проникновением пустынь Средней и Центральной Азии в пределы южной Сибири. Северо-западная Монголия до начала четвертичного горообразовательного процесса, который поднял до современной высоты горы Монгольского и Русского Алтая, Саян и хр. Западный Танну-Ола, Цаган-Шибэту, Монгун-Тайга и Чапчал (Шапшал), была территорией, вполне благоприятной для миграционного потока с юго-запада, который и оставил здесь своих мигрантов. Современные же условия, характеризующиеся пустынным континентальным режимом, лишь способствуют консервации этих мигрантов, которые (в частности, *Nanophyton erinaceum*) имеют здесь свои реликтовые местонахождения.

Двенадцать видов во флоре Тувы представлены растениями, ареал которых лежит почти целиком в Монголии, и Тува является самым северным местом проникновения их на север. Приводим весь список этих видов.

Astragalus monophyllus Bge.
Oxytropis mongolica Kom.
O. lanuginosa Kom.
Hedysarum fruticosum sp. *mongolicum* Fedtsch.
Dracocephalum fruticulosum Steph.
Lagochilus ilicifolius Bge.
Asterothamnus heteropappoides Novop.
A. poliifolius (Turcz.) Novop.
Artemisia mongolorum Krasch.
A. mongolica Fisch.
Saussurea rucinata DC.
S. papposa Turcz.

Особенно интересно присутствие во флоре Тувы олиготипного монгольского рода *Asterothamnus* Novop. В сравнении с пустынными элементами Средней Азии представители Монголии вообще более заметны во флоре Тувы а, например, такие виды, как *Dracocephalum fruticulosum* Steph. и *Saussurea papposa* Turcz., довольно обычны.

Большое значение во флоре Тувы имеют монголо-южносибирские виды, выделенные нами в особую чуйско-тувинскую группу и указывающие на связь Тувы с юго-восточным Алтаем. Среди этой группы обращает на себя внимание *Zygophyllum melongena* Bge., относящийся к эндемичному для Чуйской степи и северо-западной Монголии подроду *Pseudococcus* Boriss., отличающемуся бескрылой ягодообразной коробочкой.

На центральноазиатское происхождение подрода указывает близость этого вида к *Z. gobica* Maxim., который относится к этому же подроду, но имеет плод ягоду, на основании чего А. Г. Борисова (1949) считает возможным говорить о выделении его в особый род. Если это так, то ранг чуйско-монгольского эндемизма поднимается, что свидетельствует о древней изоляции данной территории.

Азиатские горностепные растения представлены 113 видами. Они обитают в горных степях, на каменистых склонах и скалах.

Сюда относятся виды с широким азиатским ареалом: *Carex melananthaeformis* Litw., *C. sabulosa* Turcz., *Silene jenisseensis* Willd., *Thlaspi*

cochleariforme DC., *Aquilegia viridiflora* Pall., *Delphinium grandiflorum* L., *Pulsatilla Turczaninovii* Kryl. et Serg., *Polygala tenuifolia* Willd., *Libanotis buchtarmensis* DC., *Patrinia sibirica* Juss., *Convolvulus Fischerianus* V. Petr., *Pysochlaena physaloides* G. Don., *Senecio praticola* Rouy.

Отметим нахождение в Туве восточно-азиатского горного вида — *Aquilegia viridiflora* Pall. Он принадлежит к одному из двух видов ряда *Orthocerates* Bul., обитающих в горных странах Азии. В Туве это растение найдено только в юго-восточном районе, в бассейне р. Нарын на каменистой степи и среди скал.

Особое место занимают *Thlaspi cochleariforme* DC. и *Patrinia sibirica* Juss., обитающие в горах Алтайско-Саянской системы, а затем появляющиеся на Урале. Во флоре Урала эти растения И. М. Крашенинниковым рассматриваются как реликтовые элементы плейстоценового флористического комплекса.

В Туве названные виды обитают не только в горных степях, но поднимаются в пределы высокогорного пояса, где растут среди валунов, в каменистой тундре и в степи.

Центральноазиатская группа включает 29 видов, свойственных главным образом горам Монголии, Тянь-Шаню, Памиро-Алаю, Джунгарскому Алатау, Тарбагатаю, Кашгарии. В горы южной Сибири эти растения или вовсе не заходят, или очень ограниченно встречаются на Алтае или в горах Прибайкалья. Ввиду особого интереса этой группы приводим ее полный список.

Pappophorum boreale Griseb.
Agropyrum Komarovii Nevski
A. propinquum Nevski
Allium Fischeri Rgl.
+ *Arenaria Meyeri* Edgew. et Hook.
+ *Pulsatilla campanella* Fisch.
+ *Sisymbrium heteromallum* C. A. M.
+ *Draba mongolica* Turcz.
Sedum Ewersii Ldb.
+ *Potentilla Salessowiana* Steph.
Grossularia acicularis (Smirn.) Spach
Chamaerhodos sabulosa Bge.
+ *Oxytropis hirsutiuscula* Freyn
+ *O. trichophysa* Bge.
+ *Bupleurum densiflorum* Rupr.
Androsace dasyphylla Bge.
Eritrichium rupestre Bge.
+ *Schizonepeta annua* (Pall.) Schischk.
+ *Scrophularia incisa* C. Koch
+ *Calium soongoricum* Schrenk
Lonicera microphylla Willd.
Leontopodium campestre Handl.-Mazz.
+ *Tanacetum fruticosum* Ldb.
Artemisia obtusiloba Ldb.
+ *A. phaeolepis* Krasch.
A. macrocephala Jacq.
Echinops humilis Bieb.

Почти все эти виды принадлежат к категории горных ксерофитов и обитают в горных степях, среди сухих скал и осыпей. Они достаточно ярко характеризуют роль южных горных стран в сложении флоры горных ксерофитов Тувы. В списке знаком + отмечены виды, обитающие в Туве только на южных склонах хр. Танну-Ола и отсутствующие в Тувинской котловине или отмеченные там единично. Иначе говоря, характер распространения этих растений в Туве еще раз подтверждает, что хр. Танну-Ола является естественным рубежом для миграции не только пустынных элементов, но и горно-степных.

К растениям монголо-сибирской группы относятся следующие виды:

Hedysarum austrosibiricum B. Fedtsch.
Poa botryoides Trin.
Carex coriophora F. et M.
Thesium refractum Kar. et Kir.
Papaver nudicaule L.
Oxytropis deflexa (Pall.) DC.
O. strobilacea DC.
Serratula marginata Tausch.
Peucedanum baicalense Koch.
P. vaginatum Ldb.
Schizonepeta multifida Briq.
Thymus asiaticus Serg.
Artemisia tanacetifolia L.
A. jacutica Drob.

Часть этих видов связана с сырыми местообитаниями, болотами и лугами. Все они в Западно-Сибирской низменности отсутствуют и севернее Тувы и Монголии произрастают на Алтае, в Саянах и в Восточной Сибири (в Енисейском и главным образом Лено-Якутском районах).

Монголо-южносибирская горностепная группа включает 41 вид, обитающий в горных степях Алтая, Саян, Забайкалья и Монголии, причем в последней эти растения свойственны главным образом Хангаю. Местообитания видов, входящих в данную группу, — это бесплодные каменистые склоны, горные степи и скалы. Анализ этой группы тувинской флоры указывает на значение в формировании флоры Тувы алтайско-саянского флористического центра.

Сюда входит ряд видов, имеющих более узкий ареал, ограниченный Тувой и Алтаем, Тувой и Монголией, Тувой и Даурией и т. д. В ней абсолютное господство принадлежит видам, свойственным только Азии и, как видно будет ниже, центральноазиатским и алтайско-саянским. Эти два центра сыграли решающую роль в формировании горной и особенно высокогорной флоры Тувы. Вообще же горные виды во всей флоре Тувы занимают большое место, составляя ее третью часть. Следовательно, флора Тувы в значительной степени сформировалась за счет горных центров и именно горных флористических центров Азии, в состав которого входила и сама Тува.

Некоторые виды распространены в горах южной Сибири и северо-западной Монголии, но на восток их ареалы уходят до Приморского края и Сахалина. Это *Eriophorum humile* Turcz., *Euphorbia alpina* C. A. M., *Nardosmia saxatilis* Turcz.; обширный ареал имеет *Rhododendron anthopogon* D. Don., который в Туве очень ограниченно встречается в восточной части. Основную роль играют центральноазиатские высокогорные виды, их 42.

Если в списке азиатских растений значительную часть составляют ксерофилизированные виды различных поясов горных стран, то к центральноазиатской группе относятся в большинстве случаев типичные высокогорно-альпийские виды, обитатели альпийских лугов и тундры на горнолуговых и горнотундровых почвах или же растения, произрастающие на скалах, гольцах и среди валунов. Основной ареал этих растений находится в горах Средней и Центральной Азии — Тянь-Шане, Памиро-Алае, Монголии и Тибете. Для большинства из них Алтай и хр. Танну-Ола являются северным рубежом и лишь такие виды, как *Trisetum altaicum* Roshev., *Chrysosplenium nudicaule* Bge., *Saussurea Schanginiana* Fisch., проникают в Средней и Восточной Сибири далеко на север, где найдены в изолированных местообитаниях. Почти все эти растения встречаются в высокогорно-альпийском поясе Тувы в качестве доминантов или субдоминантов высокогорных лугов и тундры. Особенно заметную роль в сложении высокогорной растительности имеют: *Festuca Kryloviana* Reverd., *Aquilegia glandulosa* Fisch., *Ranunculus altaicus* Laxm., *Oxytropis pauciflora* Bge., *Lagotis altaica* (Willd.) P. Smirn., *Leonthopodium leontopodinum* (DC.) Handl.-Mazz.

Среднеазиатская высокогорная флора в Туве представлена только одним видом — *Papaver canescens* A. Tolm., описанным по сборам из Тарбагатая (горы Саур и Мустау). В Туве это растение имеет два изолированных местонахождения на хр. Танну-Ола, где оно собрано в альпийской каменистой тундре.

Сибирская флора имеет лишь 3 вида: *Alopecurus glaucus* Less., *Silene chamarénsis* Turcz., *Stenocoelium villosum* (F. et M.) K.-Pol., причем пер-

вый и третий виды, кроме южной и Восточной Сибири, обитают изолированно на Урале; *Silene chamarensis* Turcz. на запад далее Алтая не идет.

Монголо-южносибирская группа включает 57 видов. Они будут рассмотрены при обзоре эндемичной и реликтовой флор Тувы.

Анализ эндемичных видов Тувы

Флора Тувы наряду с видами, широко распространенными во всей Голарктике, Евразии или Азии, содержит относительно большое количество видов (253 из 1326), ареал которых ограничивается небольшой территорией, обнимающей Алтайско-Саянскую горную систему (или часть ее) и северо-западную (реже всю) Монголию. Вместе с тем довольно большое количество видов среди этих 253, именно 137, обладает узким ареалом, ограниченным только Тувой и Алтаем (чаще юго-восточным), Тувой, Алтаем, Саянами и Даурией или, наконец, только Тувой и Котловиной Больших Озер северо-западной Монголии. Значительный интерес для анализа представляют также эндемики Монголии, Средней Азии и, наконец, Даурии и растения Центральной Азии, для которых Тува служит северо-восточным пределом распространения и которые найдены в ней в изолированных местонахождениях.

Для выяснения некоторых вопросов истории флоры Тувы наибольшее значение имеют именно эти не широко распространенные растения: или реликты иной флоры, населявшей данную территорию при иных климатических условиях, т. е. палеоэндемики, или виды, для возникновения которых изменившаяся физико-географическая обстановка послужила импульсом к развитию и вычленению их из близких групп, т. е. неоэндемики. Эти последние всегда занимают очень ограниченную территорию, на которой произрастают совместно с близкими к ним более древними формами.

Реликтовые формы иногда обладают обширными, но часто дизъюнктивными ареалами и занимают изолированное систематическое положение.

Все эндемичные виды, населяющие территорию Тувы, могут быть разбиты на две основные группы: тувинские эндемы — растения, обитающие только на территории Тувы, и неполные тувинские эндемы (субэндемы) — растения, обитающие, кроме Тувы, в сопредельных районах Алтайско-Саянской провинции, в Даурии и Монголии.

В зависимости от распространения субэндемы разделяются на подгруппы: 1) монголо-алтайские, 2) монголо-алтайско-саянские, 3) монголо-даурские, 4) монгольские.

Попробуем разобраться в сущности эндемизма тувинской флоры.

Тувинские эндемы, т. е. растения, ограниченные в своем распространении только Тувой и не выходящие за ее пределы, представлены 15 видами, составляющими 1.13% тувинской флоры. Субэндемы составляют 122 вида, или 9.2% всей флоры Тувы.

Все эти виды относятся к молодым, видимо относительно недавно обособившимся формам, отличающимся от близких видов рядом переходных признаков и встречающимся редко, иногда единично. Наиболее богаты эндемичными видами следующие роды: *Oxytropis* — 15, *Artemisia* — 8, *Poa* — 6, *Astragalus* — 6, *Saussurea* — 6, *Allium* — 5, *Potentilla* — 5, *Taraxacum* — 4, *Silene* — 3, *Dracocephalum* — 3, *Scutellaria* — 3, *Aconitum* — 3, *Bupleurum* — 3 и *Senecio* — 4. Остальные роды представлены одним или двумя эндемичными видами. Как видно из этого списка, наиболее богатыми эндемичными видами, как и следовало ожидать, являются роды, возникшие в континентальной Азии в пределах Анга-

риды, служащей колыбелью не только огромного количества видов, серий и рядов, но и целого ряда родов.

Из 137 видов наибольшее количество (37) принадлежит к горностепным или к горным ксерофитам — обитателям каменисто-щебнистых склонов и горностепных долин. Меньшее количество видов (34) относится к пустынно-степным, растущим на бесплодных щебнистых субстратах пустынно-степных долин горных рек. Обитатели высокогорно-альпийского пояса включают 33 вида, причем многие из них спускаются ниже лесного предела и произрастают там на степных местообитаниях. Меньший удельный вес среди эндемов имеют горные умброфиты и горнолесные виды (18) и еще меньше — равнинно-степные формы, насчитывающие 14 видов. Неморально-лесной вид 1 — *Fritillaria dagana* Turcz. — эндем Даурской провинции, лишь дважды найденный в Туве.

Анализируя группу эндемов, естественно поставить следующие вопросы. Чем объяснить наличие в Туве невысокого процента эндемизма и, наоборот, относительно большого количества субэндемов? Какова природа этого эндемизма, какой материал послужил источником для формирования здесь эндемичных видов? Наконец, какой этот эндемизм: реликтовый, консервативный, представленный уже достаточно четко обособленными формами в пределах родины, или же прогрессивный, молодой?

Попробуем разобраться в этих вопросах.

Тувинские эндемы. Группа собственно тувинских эндемов включает 15 видов, составляющих 1.13% от всей флоры области.

В эту группу входят следующие виды:

* *Allium Krylovii* K. Sobol.
* *A. Schischkinii* K. Sobol.
Silene tuvinica K. Sobol.
S. Schischkinii K. Sobol.
* *Clematis Krylovii* K. Sobol.
Potentilla Porfirii K. Sobol.
* *P. transtuvinica* K. Sobol.
* *Senecio Princei* Simps.
Potentilla tericholica K. Sobol.
* *Oxytropis aciphylloides* Boriss.
* *Statice Iljinii* K. Sobol.
Dracocephalum fragile Turcz.
* *Scutellaria mongolica* K. Sobol.
Veronica pseudolongifolia Printz.
Saussurea Princei Simps.

Из этих 15 видов 8 относятся к пустынно- и горностепным видам, т. е. являются типичными ксерофитами (эти виды отмечены звездочкой). Два высокогорных вида смолевок — также обитатели скал и высокогорных степей. Лишь 2 вида свойственны горнолесному поясу и один вид (*Dracocephalum fragile* Turcz.) обитает также в горах на галечнике и на бесплодных субстратах в долинах горных рек. Наконец, *Saussurea Princei* Simps. и *Senecio Princei* Simps. — высокогорно-альпийские виды, произрастающие на альпийских лугах.

Два вида смолевок — *Silene tuvinica* и *S. Schischkinii* — относятся к секции *Chloranthae*, ряду *Graminifoliae* Schischk. (рис. 1) и занимают промежуточное положение между видами *S. graminifolia* Bge., *S. chamaerensis* Turcz. и *S. jenisseensis* Willd. Все 5 видов ряда *Graminifoliae* Schischk. относятся к азиатским, обитающим на сухих каменистых склонах в трещинах скал горного пояса; 2 вида (*S. graminifolia* и *S. chamarensis*) свойственны, как и тувинские, альпийскому поясу гор. Один вид этого ряда арктический [*S. pauciflora* (Ehrh.) Pers.] и один вид (*S. stenophylla* Ldb.) проникает в арктическую Сибирь. Как видно, весь ряд *Graminifoliae* эндемичный азиатский, возникший в горах, видимо, в конце плейстоцена, о чем говорят как экология входящих в него видов (ксерофиты и криоксерофиты), так и приуроченность их к горным и высокогорным районам. Наши виды смолевок систематически близки как раз к тем

видам ряда, которые свойственны Алтае-Саяно-Хангайской горной системе и горам Центральной Азии.

Эндемичные луки во флоре Тувы относятся к пустынно-степным и горностепным видам секции *Rhiziridium* Don.; *Allium Krylovii* K. Sobol. близок к *Allium mongolicum* Rgl., от которого отличается главным образом строением цветка; второй вид — *Allium Schischkinii* K. Sobol. — близок к *Allium leucocephalum* Turcz. Секция *Rhiziridium* Don. только во флоре СССР, согласно последней монографии А. И. Введен-

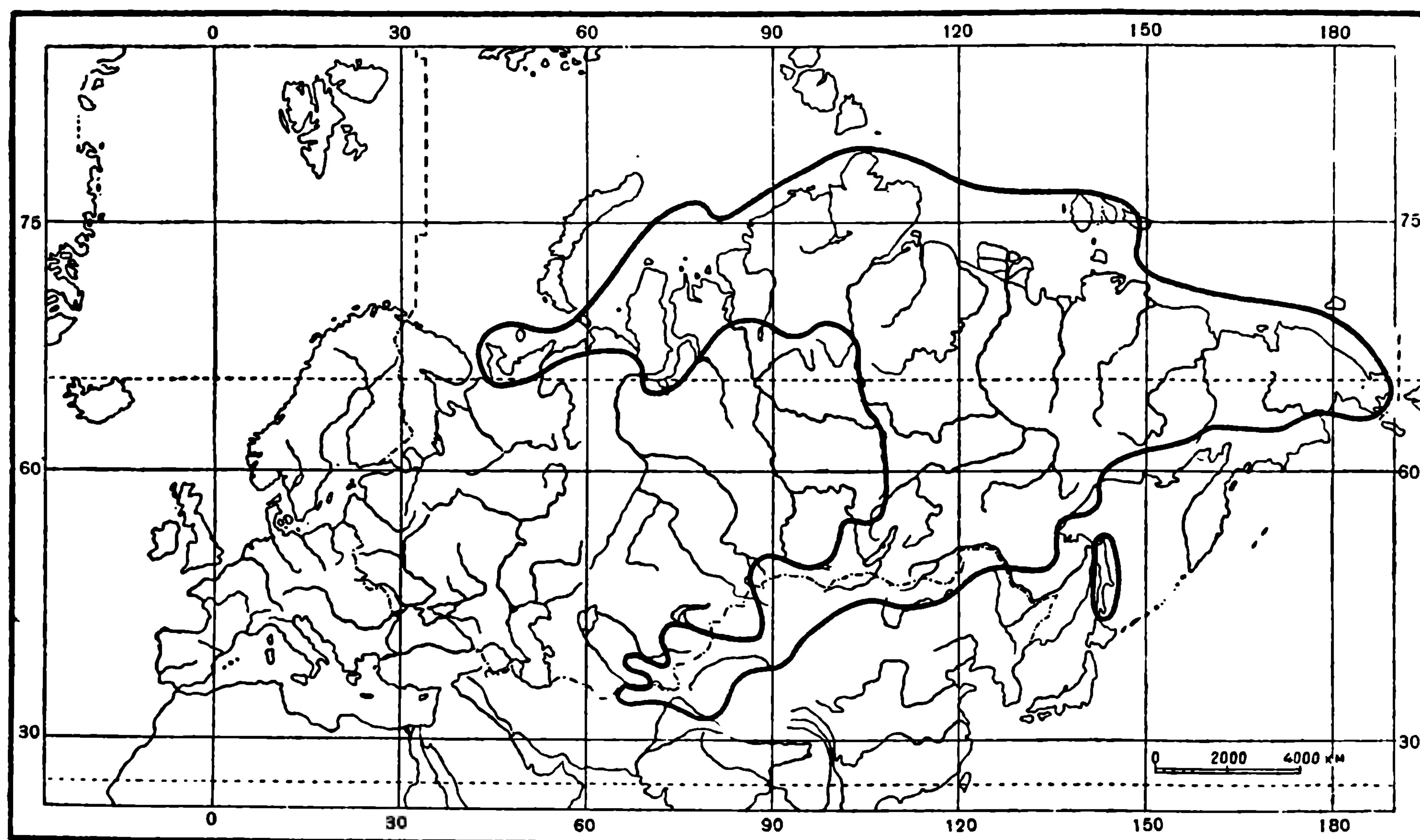


Рис. 1. Ареал ряда *Graminifoliae* Schischk. рода *Silene* L. (по материалам Б. К. Шишкина, Фл. СССР, т. VI, 1936).

ского (1935), включает 83 вида, из которых огромное большинство, именно 59 видов, свойственно горам Средней и Центральной Азии, Монголии и меньше Алтайско-Саянской системе. Однако Алтай и Саяны (?) служили центром возникновения ряда луков, именно *A. tytthocephalum* Roem. et Schult., *A. pumilum* Vved., *A. tenuissimum* L. и др., к которым, видимо, принадлежит и горностепной тувинский эндем *Allium Schischkinii* K. Sobol. К монгольским видам секции относится пустынно-степной вид *Allium Krylovii* K. Sobol., описанный нами из южной Тувы. Это растение, кроме того, было собрано в северо-западной Монголии в долине р. Кату-Боку-Мерин, по рч. Саксай, на песках по берегу р. Кара-Иртыш, у г. Кобдо, в долине р. Делюн и в Уланкомском округе в низовьях р. Курмысцы. Возможно, что не одна Тува, а также Котловина Больших Озер является центром развития определенной группы пустынно-степных луков из секции *Rhiziridium.*

Три эндемичных вида лапчаток во флоре Тувы относятся к пустынно-степным и горным видам. Это — *Potentilla Porfirii* K. Sobol., *P. transtuvinica* K. Sobol., *P. tericholica* K. Sobol. Особого внимания заслуживает первый вид, относящийся к подроду *Schistophyllidium* Juz., близкий к полиморфному южносибирскому *P. bifurca* L., от которого отличается рядом мелких признаков и крайне ксероморфной структурой. Найден в

пустынных солонцеватых степях южной Тувы по северному берегу оз. Абса-Нор. Там же это растение найдено по р. Хархары и в долине р. Холу. Возможно, что это растение обитает также во всей Котловине Больших Озер северо-западной Монголии. Судя по ограниченному компактному ареалу этого растения, приуроченного к пустынным местообитаниям, и по наличию близкого другого эндемичного чуйско-монгольского вида лапчатки — *Potentilla astragalifolia* Bge. и эндемичной для юго-восточного Алтая разновидности *P. bifurca* f. *deserticola* Schischk., можно думать, что вся эта серия близких видов и форм принадлежит к числу тех растений, которые выделены нами в группу чуйско-тувинских эндемов. центром видообразования которых была юго-восточная часть Русского Алтая, северо-западная Монголия и территория Тувы.

Potentilla tericholica K. Sobol. и *Dracocephalum fragile* Turcz. относятся к горным видам юго-восточной Тувы, сформировавшимся в пределах алтайско-саянского флористического центра. Это особенно подтверждается анализом всей секции *Niveae*, к которой относится *P. tericholica* K. Sobol., 72% всех видов которой принадлежит к высокогорно-альпийскому поясу и Арктике, Азии и Северной Америки. Второй вид — *Dracocephalum fragile* Turcz. — имеет очень компактный ареал, ограниченный восточной Тувой и Прикосогольем.

К горнолесному типу ареала относится *Veronica pseudolongifolia* Printz. из северо-восточной Тувы (бассейн р. Бий-Хем).

Эндемичный остролодочник *Oxytropis aciphylloides* Boriss., характеризующийся мелкими цветами, близок к *O. sciphylla* Ldb. (секция *Lycotriche* Bge.), распространенному в Монголии, на Алтае и в Иртышском районе (в его восточной части). В Туве оба вида обитают в пустынной степи на песках и каменисто-щебнистых субстратах. Близость *O. aciphylloides* Boriss. к *O. sciphylla* Ldb. несомненна. За молодость вида говорит его нерезкая морфологическая дифференциация, однородная с исходным видом экология и, наконец, распространение в пределах более обширного ареала этого исходного вида.

Подобный же характер имеет еще один эндемичный вид, именно *Statice Iljinii* K. Sobol., описанный нами из пустынной долины Кошаты-Нур юго-западной Тувы, где это растение обитает по соседству с ареалом близкого к нему чуйско-тувинского *S. congesta* Ldb., свойственного юго-восточному Алтаю и северо-западной Монголии (оз. Хар-Нур, Даингол, Ойгура, Цагангол, Суок и Каккуль). Наш вид отличается от *S. congesta* Ldb. рядом признаков, именно более мелкими, распростертыми по земле стеблями, узкими и короткими листьями, белой окраской чашечки и венчика и более мелким венчиком. Все эти признаки строения и более южное обитание говорят о формировании данного вида в более ксерофитных условиях, хотя южная часть ареалов обоих видов совпадает, так как описанный нами вид был найден М. Ф. Нейбург (28 VI 1916 с цветками) в Уланкомском округе северо-западной Монголии в окрестностях оз. Икышар-бюрду.

Два эндемичных вида сложноцветных — *Senecio Princei* Simps. и *Saussurea Princei* Simps. — свойственны высокогорной группе монголо-алтайско-саянских растений, формирование которых относится, повидимому, к плейстоцену, когда под влиянием происходящих событий, вызванных перестройкой рельефа и преобразованием физико-географических условий, происходило вычленение нагорных ксерофитов и высокогорно-альпийских форм из луговолесных. Оба вида обитают как на альпийских лугах, так и в лиственичном редколесье у границы леса. Близость их в систематическом отношении к другим видам, распространенным на этой

же территории (*Senecio Sumneviczii* K. Sobol., *S. Reverdattoi* K. Sobol. и др.), говорит об относительно недавнем выделении этих растений из исходных третичных мезофильно-лесных предков тургайской флоры.

Неполные тувинские эндемы. К неполным тувинским эндемам относятся виды, обитающие, кроме Тувы, в Монголии, на Алтае (главным образом в его юго-восточной части), в Саянах и Даурии. Как выше было отмечено, эта группа разделяется на несколько подгрупп.

1. Монголо-алтайские субэндемы. В состав данной группы входят 52 вида, свойственных или Монголии и Алтаю, или только юго-восточному Алтаю и Монголии, или юго-восточному Алтаю и Туве, или, наконец, всему Алтаю и Туве. Разберем эту группу эндемичных видов по подгруппам.

Собственно монголо-алтайские субэндемы. Сюда входят: *Betula microphylla* Bge., *Guldenstaedtia monophylla* (Guel.) Fisch. и *Scutellaria grandiflora* Sims., обитающие на Алтае и в северо-западной Монголии. В Туве *Betula microphylla* Bge. является характерным деревом пустынно-степных долин Тувинской и Убсинской котловин. Среди разновидностей этого дерева, выделенных В. И. Барановым (1934) при обработке берез западной Монголии, для южной Тувы зарегистрирована var. *laciniata*, свойственная окрестностям оз. Терихоль Эрзинского района.

Чуйско-монгольские субэндемы представлены всего тремя видами: *Chenopodium frutescens* C. A. M., *Pulsatilla Bungeana* C. A. M. и *Artemisia caespitosa* Ldb. Все они — ксерофиты, обитают на скалах (*Pulsatilla Bungeana* C. A. M.) или на щебнистых солонцеватых субстратах (*Chenopodium frutescens, Artemisia caespitosa* Ldb.). В Монголии распространены широко, в Туве очень редки.

Чуйско-тувинские субэндемы представлены группой, в которую входят виды с ареалом, ограниченным юго-восточным Алтаем (в большинстве случаев Чуйской степью) и Тувой с северными пределами Котловины Больших Озер северо-западной Монголии. Поэтому «тувинский» здесь понимается не в смысле территории, ограниченной только Тувой, а несколько шире. К этой группе субэндемов относятся:

Stipa consanguinea Rgl.
Gypsophila desertorum (Bge.) Fenzl.
Oxytropis intermedia Bge.
Peucedanum Hystrix Bge.
P. Falcaria Turcz.
Zygophyllum melongena Bge.
Taraxacum czuense Schischk.
Cirsium Schischkinii Serg.
Aphragmus involucratus (Bge.) Schultz
Potentilla astragalifolia Bge.
Caragana Bungei Ldb.
Astragalus brevifolius Ldb.
Oxytropis pumila Fisch.
O. tragacanthoides Fisch.
O. Saposchnikovii Kryl.
O. eriocarpa Bge.
Euphorbia tschuensis Prokh.
Dracocephalum origanoides Steph.
Artemisia depauperata Krasch.
A. altaiensis Krasch.
A. argyrophylla Ldb.
Saussurea Sumneviczii Serg.
S. ambigua Kryl.
Sonchus dentatus Ldb.

В этом списке обращает на себя внимание большое количество видов рода *Oxytropis* (из 15 видов эндемичных 5) и рода *Artemisia* (из 8 видов эндемичных 3). Это свидетельствует о том, что район Чуйской степи и северо-западной Монголии являлся важнейшим центром видообразования; причем, судя по изолированным местообитаниям видов, населяющих эту территорию, и по характеру геологической истории, она была центром видообразования ксерофитной флоры еще в конце третичного времени, а четвертичный орогенез, вызвавший перестройку рельефа, способствовал лишь консервации древних степных элементов, закрепившихся в высокогорных районах и претерпевших коренные биоморфологические изменения

в связи с криоксерическими условиями плейстоцена и голоцена. Этот район характеризуется такими ассоциациями, как «высокогорная степь» среди валунов, «болото—степь», «пустынная степь», с наличием типичных пустынных форм, как, например, *Nanophyton erinaceum* (Pall.) Bge., имеющих здесь явно реликтовые местонахождения.

Примером крайней дифференциации процессов ксерофилизации лесных и лугово-степных форм и выработки из них нагорно-ксерофитных форм является, по мнению И. М. Крашенинникова (1946), такой высоко-

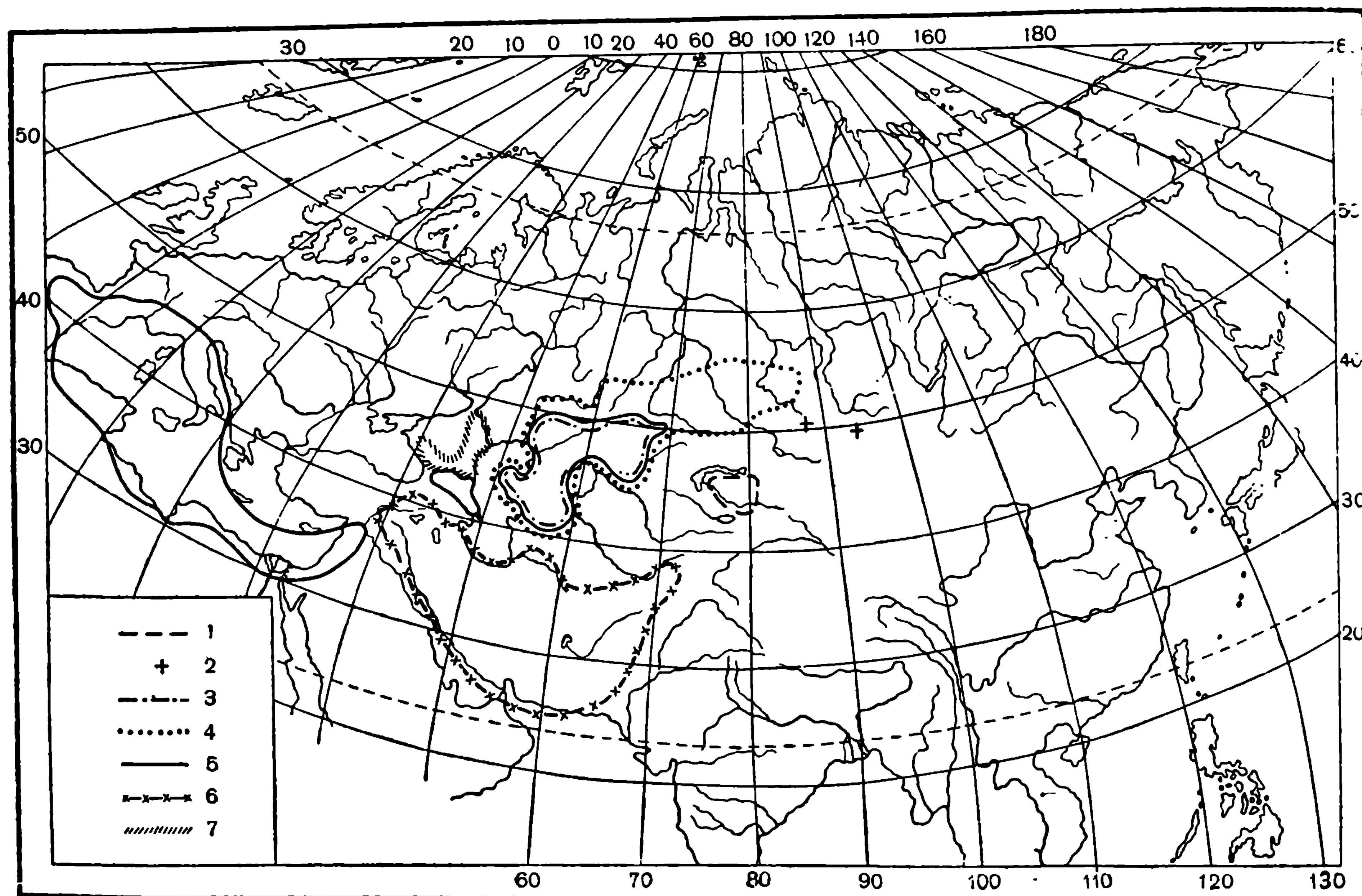


Рис. 2. Ареал ряда *Pseudocapillatae* Roshev. рода *Stipa* L. (по материалам Р. Ю. Рожевица, Фл. СССР, т. II, 1934).

1 — S. pseudocapillata; 2 — S. consanguinea; 3 — S. Spiridonovii; 4 — S. Korschinskyi; 5 — S. gigantea; 6 — S. holosericea; 7 — S. dagestanica.

горный ксероморфный вид, как *Artemisia depauperata* Krasch. из серии *Praeborealis* Krasch., обособившаяся через *Borealis* из сибирских *Campestris*. На территории ангарского и центральноазиатского центра развились виды из цикла *Argyrotrichae* (*A. argyrophylla* Ldb.). Рассматриваемая нами территория, по мнению И. М. Крашенинникова (l. c.), лежит на границе центральноазиатского и ангарского центров видообразования полыней или на южной границе ангарского центра и служит ярким примером протекающих и ныне процессов видообразования на фоне общей тенденции ксерофилизации мезофильной горной флоры Ангариды и Центральной Азии. *Potentilla astragalifolia* Bge. принадлежит к числу пустынно-степных молодых эндемов и вместе с *P. Porfirii* K. Sobol. и *P. bifurca* L. var. *deserticola* Schischk. составляет одну группу, обособление которой происходило в периоды аридизации на протяжении межледникового и послеледникового времени. *Stipa consanguinea* Rgl. принадлежит к числу очень редких видов, найденных только в юго-восточном Алтае, в Чуйской степи и в Чуйских альпах. В Туве это растение найдено лишь в одном месте — в окрестностях оз. Убса-Нор у арыка. Анализ ряда *Pseudocapillatae* Roshev.

рода *Stipa* L. (рис. 2) дает очень интересный материал. *S. pseudocapillata* Roshev. имеет совершенно изолированное географическое положение в юго-восточном Алтае и в южной Туве, оторванное от других близких ему видов. Два вида этого ряда — *Stipa pseudocapillata* Roshev. и *S. Spiridonovii* Roshev. — эндемичные ковыли Средней Азии. Остальные виды — *S. gigantea* Lag., *S. holosericea* Trip. и *S. dagestanica* Grossh. — распространены на Кавказе, в Средиземноморье и в Иране. Ни один из видов этого ряда не заходит на Алтай или в Монголию; *Stipa consanguinea* Rgl., хорошо систематически и географически изолированный и имеющий в нашей области лишь единичные местонахождения (юго-восточный Алтай и Тува), относится, видимо, к эндемам более раннего возраста и, нам думается, не к плейстоцену, как считает М. А. Альбицкая (1946), а к тому более раннему времени, когда на эту территорию проникли и другие среднеазиатские и монгольские пустынные элементы [например, *Nanophyton erinaceum* (Pall.) Bge.)], имеющие сейчас здесь также изолированные от своего основного ареала местонахождения. Проникновение *S. consanguinea* в юго-восточный Алтай могло произойти тогда, когда последний был непосредственно связан с северо-западной Монголией, т. е. до рисской фазы тектогенеза, после чего монголо-сибирский водораздел был отодвинут к границе СССР и степи юго-восточного Алтая оказались приподнятыми на большую высоту.

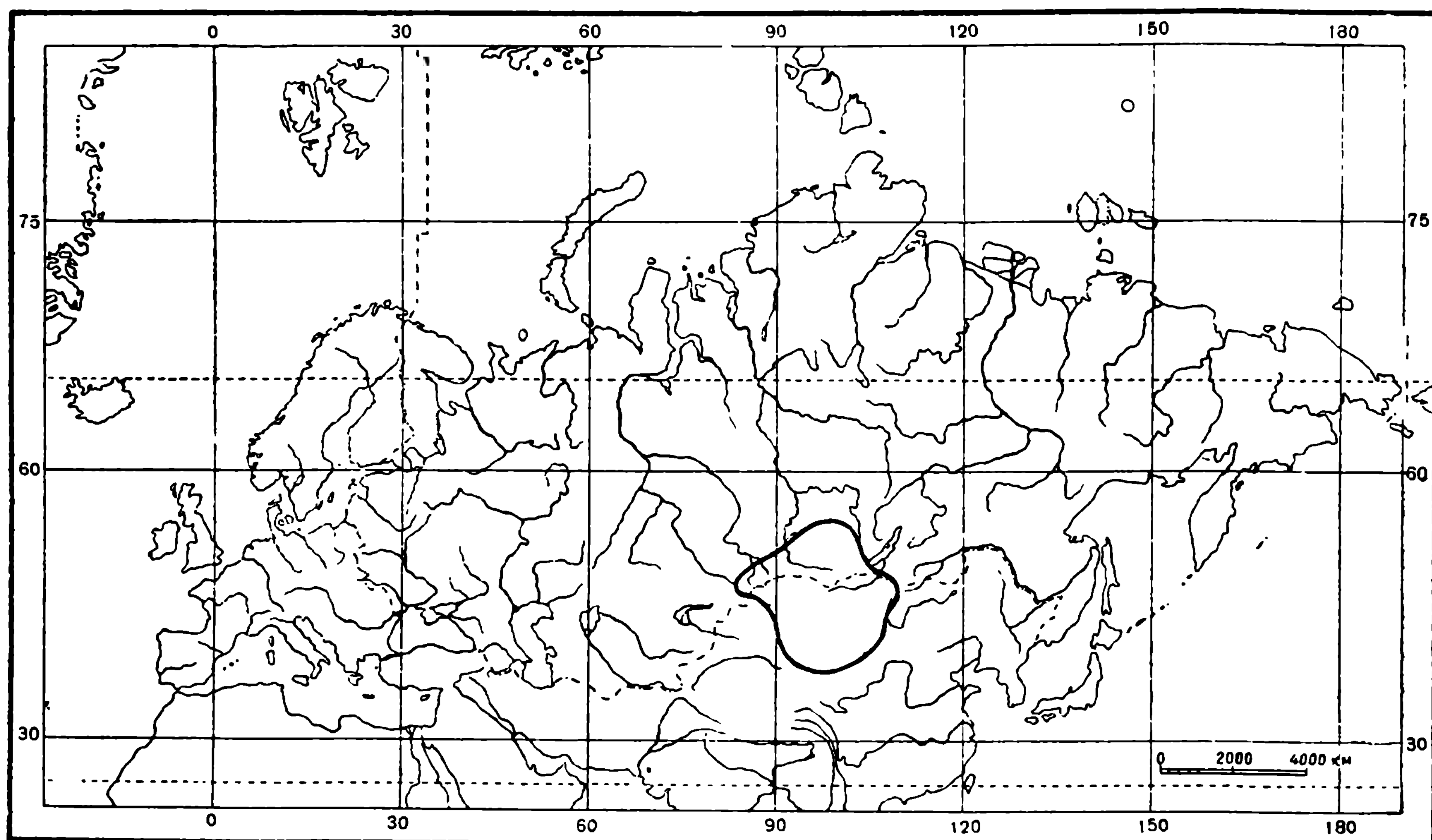


Рис. 3. Ареал ряда *Eriocarpae* Vass. секции *Xerobia* Bge. рода *Oxytropis* DC. (по материалам И. Т. Васильченко и Б. А. Федченко, Фл. СССР, т. XIII, 1948).

Род *Oxytropis* DC. представлен в группе чуйско-тувинских эндемов 5 видами. Из секции *Xerobia* Bge. (рис. 3) ряда *Eriocarpa* Vass. в Туве произрастает 2 вида: *O. eriocarpa* Bge. и *O. intermedia* Bge. Оба вида свойственны Алтаю и Монголии. 2 остальных вида этого рода — *O. stenophylla* Bge. и *O. setosa* DC. — эндемичны для Алтая. Один из них — *O. nuda* N. Basil. — эндем Ангаро-Саян. Очевидно, весь этот ряд монголо-алтайско-саянский и входящие в него виды связаны переходами.

Так, В. В. Сапожниковым описано 2 новых вида, близких к *O. setosa*, — *O. aigulak* Saposhn. и *O. irbis* Saposhn., — отличающиеся меньшим количеством листочков и более низкорослой и уменьшенной в размерах формой. И. Т. Васильченко (1948) считает, что правильнее их рассматривать в качестве разновидностей *O. setosa*. Остальные ряды секции *Xerobia* также свойственны в основном монголо-алтайско-саянскому району, за исключением нескольких видов, уходящих в горы Средней Азии.

Ареал субэндема Тувы *O. tragacanthoides* Fisch. (секция *Hystrix* Bge.) ограничивается юго-восточным Алтаем и северо-западной Монголией. Единично он встречается в Хакассии и довольно часто в Туве. Три из 5 видов этой секции имеются на Алтае, 2 вида (*O. echidna* Vved. и *O. spinifer* Vass.) произрастают в горах Средней Азии (Тарбагатай, Джунгарский Алатау и Сыр-Дарьинский Каратау).

Все виды, входящие в секцию *Hystrix* Bge., характеризуются своеобразным габитусом, одревесневшим стеблем и прилистниками и значительной систематической изоляцией, что говорит о древнем их выделении из исходных форм, происшедшем, видимо, в одну из фаз голоцена на Алтае.

Из секции *Baicalia* (Stell.) Bge. в список чуйско-тувинских субэндемов Тувы входит один вид — *Oxytropis pumila* Fisch., относящийся к ряду *Pumilae* Schischk. и произрастающий в щебнистой полупустыне (Флора СССР, т. XIII, 1948). В Туве это растение собрано также в пустынных степях Убсинской котловины. Остальные виды этого ряда свойственны также щебнистой полупустыне Средней Азии (*O. subverticillaria* Ldb.), песчаным местам Монголо-Даурии (*O. selengensis* Ldb.) и южным сухим щебнистым склонам Алтая (*O. inaria* DC.).

Близкие ряды этого рода ограничивают свой ареал или Средней Азией (*Rhinchophysae* Schischk., *Hirsutae* Schishck., *Terekenses* Schischk., *Chinobiae* Schischk.), или же монголо-алтайско-саянско-даурским районом (*Glabrae* Schischk., *Myriophyllae* Schischk., *Lanatae* Schischk., *Heterotrichae* Schischk., *Sibiricae* Schischk.).

Как видно по карте ареалов некоторых рядов секции *Baicalia* (рис. 4), ряд *Pumilae* географически расположен между ангаро-саяно-даурскими рядами, с одной стороны, и среднеазиатскими — с другой. Если представители первых чаще псаммофиты или галофиты, обитатели песков, песчаных боров и берегов соленых озер и лишь один вид (*O. Belli* B. Fedtsch.) произрастает в Арктике, Восточной Сибири и Северной Америке, то виды среднеазиатских рядов являются крайними ксерофитами, обитателями пустынь. Лишь один вид (*O. terekensis* B. Fedtsch.) произрастает в Тянь-Шане в альпийском поясе гор на высоте 3000—3600 м над уровнем моря. Проникновение этих видов как в Арктику, так и в альпийский пояс гор могло произойти в одну из эпох оледенения. Равнинно-пустынные же ряды секции *Baicalia* более древние, исходные, возникшие, видимо, в северных пределах ксерофитного центра Средней и Центральной Азии, и проникновение их в пределы Ангаро-Саяно-Даурии могло совершиться еще в плиоцене.

Обращает на себя внимание в данной группе также *Zygophyllum melongena* Bge. Согласно последней обработке этого рода А. Г. Борисовой (1949), подрод *Pseudococcus* Boriss. монотипный и содержит всего один вид — *Z. melongena* Bge., распространенный на солончаках юго-восточной части Алтайской губернии (Крылов, 1935, VIII). В Туве это растение собрано лишь в одном месте — в межгорной долине хр. Монгун-Тайга в пади Кошаты-Нур на сухом соленом озере. Интересно, что в Монголии распространение этого растения ограничено северными пределами Котловины Больших Озер. По заключению А. Г. Борисовой (l. c.), к этому

же подроду, а возможно и к особому роду, относятся *Z. gobicum*, имеющий плод ягоду. Таким образом, можно думать, что наиболее близкие родственные связи наш вид имеет в Монголии. Род *Zygophyllum* является одним из таких родов, на котором скрестились мечи противоречивых взглядов о происхождении пустынной флоры Средней Азии [М. Г. Попов (1927), С. А. Невский (1937), М. М. Ильин (1949), П. Н. Овчинников (1940)]. Однако на основании имеющегося огромного фактического материала можно уже с полным основанием считать, как это доказано в ряде

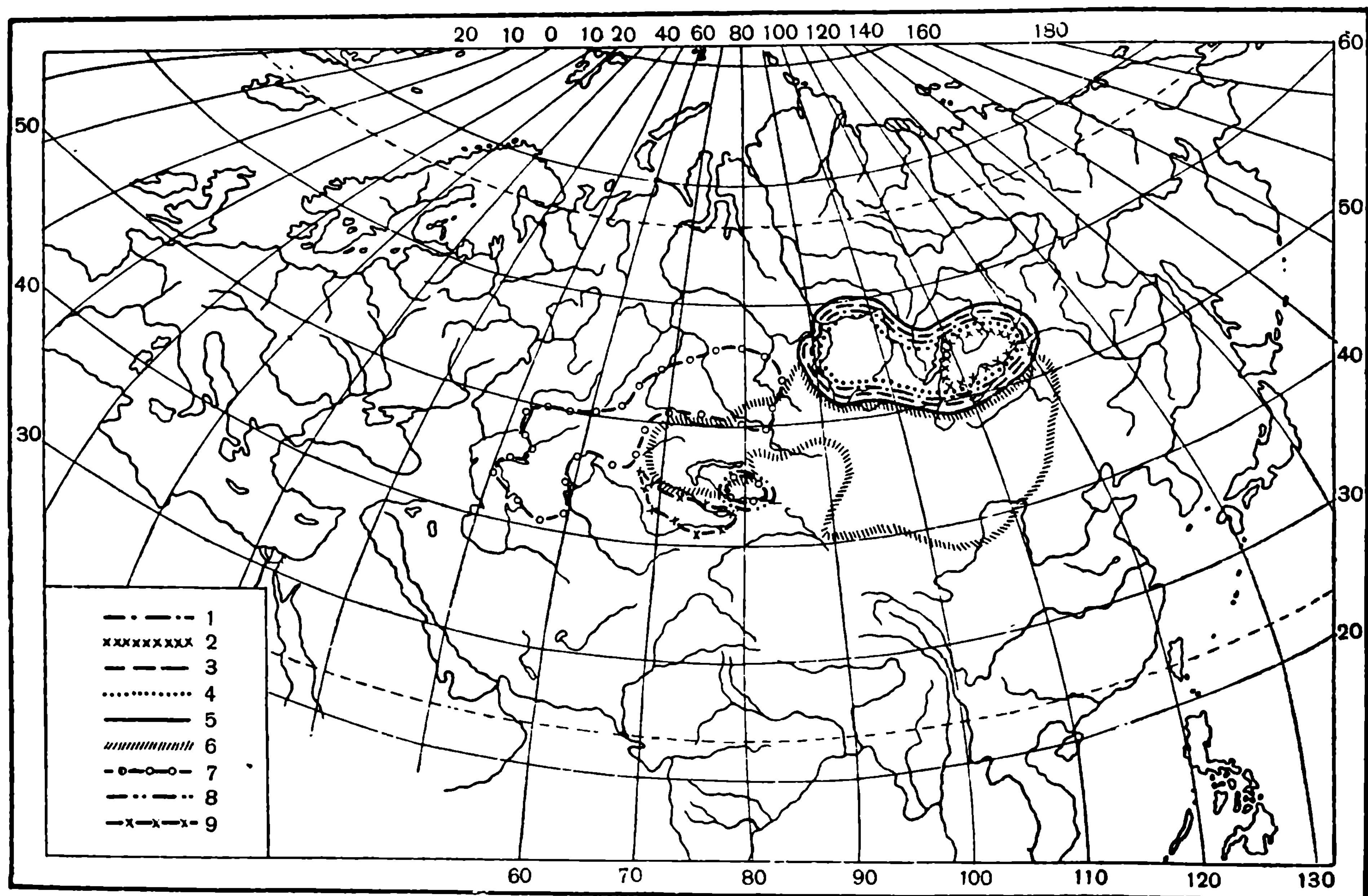


Рис. 4. Ареал некоторых рядов секции *Baicalia* (Stell.) Bge. рода *Oxytropis* DC. (по материалам Б. К. Шишкина, Фл. СССР, т. XIII, 1948).

1 — ряд *Sibiricae*; 2 — ряд *Heterotrichae*; 3 — ряд *Lanatae*; 4 — ряд *Myriophyllae*; 5 — ряд *Glabrae*; 6 — ряд *Pumilae*; 7 — ряд *Rhinchophysae*; 8 — ряд *Hirsutae*; 9 — ряд *Terekenses*.

работ М. М. Ильина (1937, 1941, 1946б), что флора древнего Средиземноморья отличается глубокой древностью своих флористических элементов, возникших на берегах древнего моря Тетис в области литоралей. Лишь позднейшие ее трансформации привели не только к обширным миграциям на север и восток, но и к возникновению там уже в более поздние периоды (с плиоцена?) своих автохтонно развившихся форм, не выходящих за ранг видового, в лучшем случае подродового эндемизма. На основании глубокого флористического анализа ряда групп растений, а также привлечения всевозможного материала смежных наук (геологии, палеоботаники, почвоведения и т. д.) М. М. Ильин (1949) приходит к выводу не о древнем, а наоборот, об относительно молодом возрасте пустынь Центральной Азии, датировка которого относится им к плиоцену или даже к четвертичному времени.

Тувинско-алтайские субэндемы. Меньшим количеством (22), но, в общем, тоже значительной группой во флоре Тувы представлены виды, область распространения которых ограничивается Алтаем и Тувой. К этой группе относятся следующие растения:

Koeleria altaica (Domin) Kryl.
Poa altaica Trin.
P. attenuata Trin.
Elymus ovatus Trin.
Rheum altaicum Steinb.
Aconitum altaicum Steinb.
Astragalus petropylensis Bge.
Oxytropis meloleuca Bge.
Bupleurum Krylovianum B. Schischk.
B. longeinvolucratum Kryl.
Euphorbia rupestris C. A. M.
Microstigma deflexa (Bge.) Juz.
Ranunculus lasiocarpus C. A. M.
Rhodiola algida (Ldb.)F. et M.
Coluria geoides (Pall.)Ldb.
Alchimilla altaica Juz.
Scutellaria altaica Juz.
Euphrasia Syreitschikovii Govor.
Leucanthemum sinuatum DC.
Taraxacum lyratum DC.
Saussurea Frolovii Ldb.

Некоторые из этих видов заходят в сопредельные районы Саян. Сопоставим экологическую природу чуйско-тувинских и тувинско-алтайских эндемов. Если среди первых абсолютное господство принадлежит пустынно-степным и горностепным видам (из 24 видов 15), то тувинско-алтайские эндемы относятся преимущественно к высокогорным и горным видам (из 22 видов 15). Все эти растения в Туве очень редки, распространены преимущественно на хр. Восточном и Западном Танну-Ола и по их отрогам. Проникновение их шло безусловно с запада на восток, о чем свидетельствует распространение этих растений главным образом в Монгун-Тайгинском районе.

2. Монголо-алтайско-саянские субэндемы представлены видами, распространенными в Алтайско-Саянской провинции и в Монголии, главным образом в северо-западной (или только в Туве). Чтобы оттенить специфику географического распространения этих видов, разобьем их на следующие подгруппы.

Собственно монголо-алтайско-саянские субэндемы, свойственные Алтайско-Саянской провинции и Монголии. Сюда относятся следующие виды:

Agropyrum geniculatum (Trin.) Korsch.
Allium clathratum Ldb.
A. amphibolum Ldb.
Saxifraga melaleuca Fisch.
Astragalus multicaulis Ldb.
Bupleurum Martjanovii Kryl.
Allium tenuissimum L.
Silene turgida MB.
Gypsophila sericea (Bge.) Fenzl.
Galium coriaceum Bge.
Artemisia santolinifolia Turcz.

Тувинско-алтайско-саянские субэндемы, имеющие ареал, на юге ограниченный лишь Тувой или северными пределами Котловины Больших Озер северо-западной Монголии:

Festuca tristis Kryl. et Ivanitz.
Aconitum biflorum Fisch.
Lathyrus Frolovii (Fisch.) Rupr.
Sedum populifolium Pall.
Scrophularia altaica Juz.
Pedicularis brachystachys Bge.
Senecio Sumneviczii Schischk. et Serg.
Taraxacum glabrum (Turcz.) DC.
T. altaicum Schischk.

Часть видов этой группы на Алтае не встречается и произрастает в Монголии, Туве и в Саянах. Это монголо-саянские субэндемы. Половину составляют злаки:

Poa urjanchaica Roshev.
P. Reverdattoi Roshev.
Leucopoa Kreczetoviczii K. Sobol.
Agropyrum Gmelinii Schrad.
Bromus ircutensis Kom.
Aconitum Paskoy Woron.
Aquilegia brevicalcarata Kolok.
Callianthemum sajanense Rgl.
Hedysarum microphyllum Turcz.
Senecio Reverdattoi K. Sobol.

Наконец, четыре степных вида составляют подгруппу тувинско-хакасских субэндемов. Это:

Poa Krylovii Reverd.
Calamagrostis koibalensis Steph.
Carex displodens Printz.
Eritrichium Martjanovii Reverd.

Бо́льшая часть видов монголо-алтайско-саянской группы относится к молодым горностепным (15), степным (4) и высокогорно-альпийским (8), возникшим in situ в плейстоцене и голоцене из лесных и лугово-лесных форм в результате ксерофилизации под влиянием тех процессов, которыми ознаменовалась эволюция рельефа и климата Азии в эти периоды.

Разберем подробнее некоторые виды этой группы тувинских субэндемов.

Род *Poa* представлен в ней тремя видами, два из которых — *Poa Reverdattoi* и *P. Krylovii* — относятся к ряду *Stepposae* и один вид — *P. urjanchaica* — к ряду *Pratenses*. В. В. Ревердатто (1947б), подвергший анализу роды *Stipa* и *Poa* сибирской флоры, считает, что все эндемичные виды Средней Сибири локализованы в двух центрах видообразования: в таймырско-эвенкийском, который дал такие виды, как *Poa taimyrensis* Roshev., *P. Tolmatchevii* Roshev., *P. evenkiensis* Roshev., *P. sublanata* Roshev., и в горностепном хакасско-саянском центре с видами *P. Krylovii, P. Reverdattoi, P. urjanchaica, P. Mariae* Reverd. Возможно, что *P. urjanchaica*, найденная на самом юге Красноярского края, должна быть отнесена к тувинскому эндемическому центру. Оба ряда — *Pratense* и *Stepposae*, по мнению автора, сформировались из древней восточноазиатской флоры. Как видно, субэндемичные тувинские мятлики все относятся к хакасско-саянскому горностепному центру, тогда как высокогорные — *Poa altaica* Trin. и *P. attenuata* Trin. — принадлежат к алтайскому и алтайско-саянскому высокогорным центрам. Монголо-даурский центр дал такие ксерофитные виды, как *P. dahurica* Trin., *P. botryoides* Trin., *P. transbaicalica* Roshev.

Рассмотрим еще один субэндемичный злак тувинской флоры — *Leucopoa Kreczetoviczii* K. Sobol. Немногочисленный в видовом отношении род *Leucopoa* Griseb. представлен во флоре СССР и Монголии всего 5 видами, свойственными каменистым склонам, скалам и осыпям горных стран: Кавказу, Средней Азии, Монголии и южной Сибири. Два близких вида — *L. albida* V. Krecz. et Bobr. и *L. Olgae* V. Krecz. et Bobr. — связаны между собой переходной формой, распространенной в восточной Туве на хр. Танну-Ола и в Западных Саянах (рис. 5). Предположение о наличии такой переходной расы высказывали еще В. И. Кречетович и Е. Г. Бобров, обрабатывавшие этот род (Флора СССР, т. II, 1934). При критическом просмотре всего имеющегося материала оказалось, что это особая раса, резко отличающаяся от *L. albida* V. Krecz. et Bobr. своим крайне ксероморфным габитусом, она имеет более мощную дернину, узкие листья, укороченное соцветие, меньшую высоту и ряд других признаков.

П. Н. Овчинников (1940) рассматривает род *Leucopoa* как «холодный ксерофит», выработавшийся как компонент плейстоценового флористического комплекса. На его реликтовую природу указывает значительная дизъюнкция ареала. В криоксерических условиях голоцена в горных районах монголо-саянского флористического центра выработался новый вид *L. Kreczetoviczii* K. Sobol. (см. рис. 5). На молодой эндемизм этого вида указывает его слабая систематическая изоляция, распространение внутри ареала *L. albida*, с которым он очень близок, и, наконец, экология — приуроченность к степным и каменистым склонам горных районов южной Сибири и Монголии, где в плейстоцене шла коренная перестройка физико-географических условий.

Все три эндемичных монголо-алтайско-саянских вида рода *Allium* относятся к секции *Rhiziridium* Don. Это горные ксерофиты, обитатели

каменисто-щебнистых склонов. Формирование их шло, видимо, в сухие и холодные эпохи голоцена.

Senecio Sumneviczii B. Schischk. et Serg. и *S. Reverdattoi* K. Sobol. относятся к высокогорным представителям этого рода и в Алтайско-Саянской провинции образуют серию близких видов, обитающих на альпийских лугах и в лиственичном редколесье у границы леса.

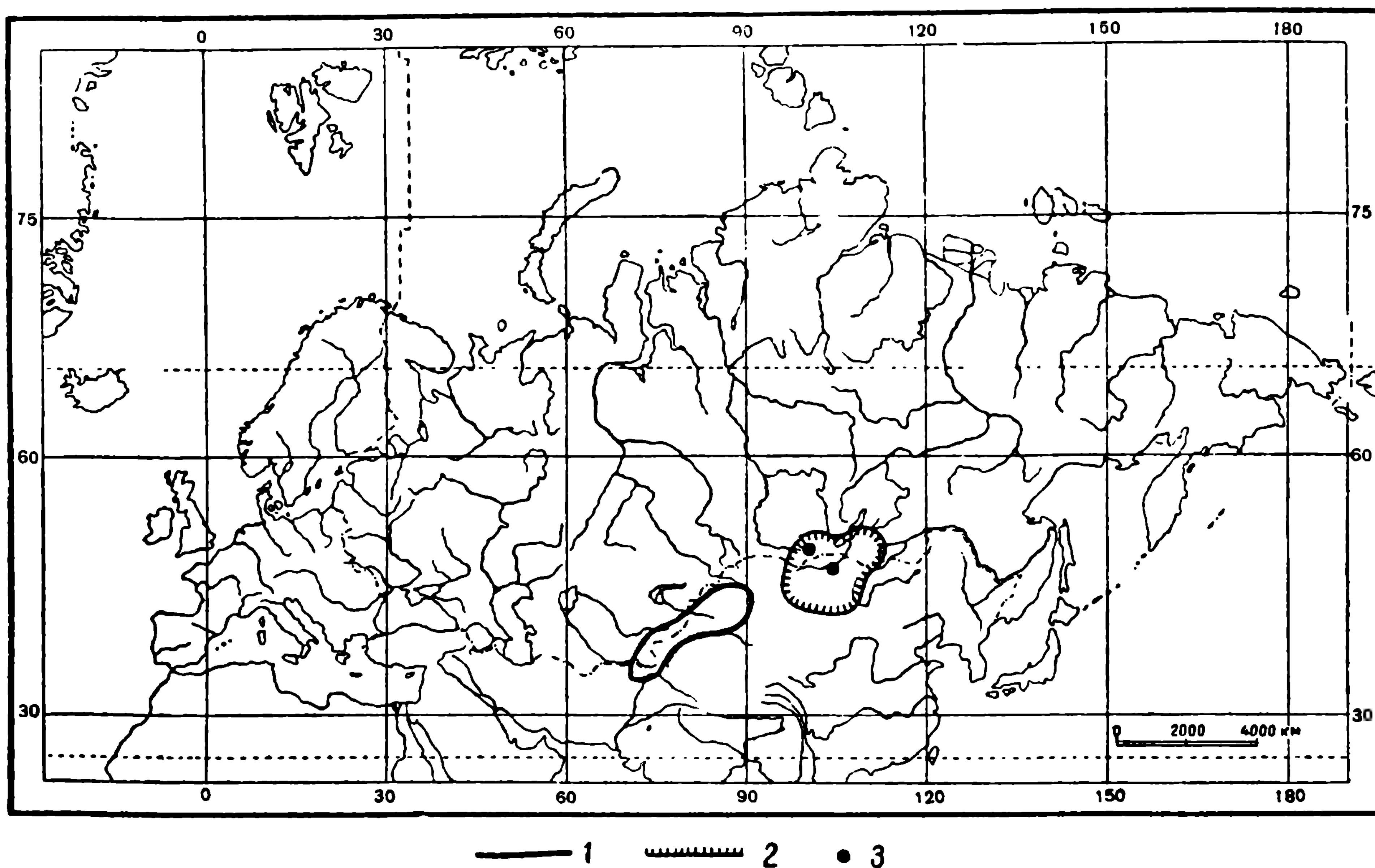


Рис. 5. Ареал некоторых видов рода *Leucopoa* Griseb. (по материалам В. И. Кречетовича и Е. Г. Боброва, Фл. СССР, т. II, 1934, с дополнениями автора).
1 — *L. Olgae*; 2 — *L. albida*; 3 — *L. Kreczetoviczii*.

3. Несколько меньше в количественном отношении группа монголо-даурских субэндемов. Сюда относятся растения, свойственные Монголии и Даурии, реже Саянам и Даурии и еще реже Алтаю и Даурии.

В зависимости от распространения эта группа субэндемов разделяется на подгруппы:

Монголо-даурская подгруппа субэндемов

Leucopoa albida V. Krecz. et Bobr.
Poa transbaicalica Roshev.
Juncus salsuginosus Turcz.
Thalictrum squarrosum Steph.
Spiraea dahurica Max.
Hedysarum fruticosum ssp. *mongolicum* B. Fedtsch.
Astragalus laguroides Pall.
Oxytropis filiformis DC.
Geranium transbaicalicum Serg.
Conioselinum univitatum Turcz.
Statice aurea L.
Cymbaria dahurica L.
Crepis Pallasii Turcz.
Galatella dahurica DC.

Саяно-даурская группа субэндемов

Agrostis mongholica Roshev.
Fritillaria dagana Max.
Ranunculus Smirnovii Ovcz.
Astragalus lupulinus Pall.
Oxytropis lanata (Pall.) DC.

Алтайско-даурская группа субэндемов

Iris Potanini Max.
Chamaerhodos altaica Bge.

Даурская группа субэндемов

Oxytropis Stukovii Palib.
O. oxyphylla DC.
Senecio Turczaninovii DC.

В этой группе субэндемов еще разительнее сказывается принадлежность входящих сюда растений к степной и пустынно-степной зонам и к горностепному поясу. Высокогорно-альпийскому поясу принадлежит лишь один вид — *Senecio Turczaninovii* DC. Интересно также наличие одного неморально-лесного вида — *Fritillaria dagana* Max., принадлежащего к дальневосточной секции *Liliarhiza* (Kellog.) A. Los. Все три вида этой секции — обитатели светлых лесов, лугов. Наш вид поднимается по склонам до субальпийского пояса, где растет на лугах и среди кустарниковых зарослей.

Оба вида даурских остролодочников — *O. Stukovii* Palib. и *O. oxyphylla* DC. — принадлежат к секции *Baicalia* (Stell.) Bge. и, таким образом, связываются с чуйско-тувинским эндемом *O. pumila* Fisch. и монголо-южносибирским высокогорным видом *O. oligantha* Bge.

Лишь в восточной Туве (район г. Самагалтай) в большом количестве произрастает *Cymbaria dahurica* L., которая вместе с другими видами этого рода (*C. borysthenica* Pall., *C. mongolica* Max.) рассматривается М. Г. Поповым (1927) как представитель «плейстоценового флористического комплекса». До плейстоцена этот род имел сплошной евразиатский ареал.

Такие виды, как *Statice aurea* L. и *Bromus irkutensis* Kom., заходят в Туву лишь на крайнем юге, обитая на песках и слабо солонцеватых почвах долины р. Тес-хем и у оз. Тери-холь.

Учитывая, что бо́льшая часть представителей монголо-даурского типа ареала принадлежит к горным растениям (горностепным) и, наоборот, значительно меньшее количество из них относится к равнинно-степным, обитающим в южной Туве в бассейне р. Тес-хем, можно думать, что Тува ни в настоящее время, ни в более ранние эпохи плейстоцена и голоцена не имела тесной связи с Даурией и лишь немногие растения, такие, как *Bromus ircutensis* Kom., *Statice aurea* L., *Cymbaria dahurica* L., *Oxytropis Stukovii* Palib. и некоторые другие, проникли в нее южным путем, главным образом в сухие эпохи голоцена. Бо́льшая же часть растений принадлежит к горным видам, имеющим восточные (даурские и дальневосточные) связи, и выработка их происходила здесь же в горах из более мезофильных элементов «плейстоценового флористического комплекса» под влиянием прогрессивной ксерофилизации. Это наложило отпечаток не только на приуроченность данных растений к засушливым местообитаниям горных степей, но также и на сложение их морфологической структуры и их биологических особенностей.

4. Монгольские субэндемы составляют относительно небольшую группу растений, всего 12 видов, свойственных Монголии и заходящих в Туву, на Алтай и в Даурию. К этой группе относятся:

Astragalus monophyllus Bge.
Oxytropis mongolica Kom.
O. lanuginosa Kom.
Hedysarum fruticosum Pall.
Dracocephalum fruticulosum Steph.
Lagochilus ilicifolius Bge.
Artemisia mongolorum Krasch.
Artemisia mongolica Fisch.
Saussurea runcinata DC.
S. papposa Turcz.
Asterothamnus heteropappoides (Turcz.) Novop.
A. poliifolius (Turcz.) Novop.

Бо́льшая часть этих видов в пределах СССР еще не отмечалась и, следовательно, Тувинская область служит крайним северным пределом их

распространения. Все до одного перечисленные здесь виды принадлежат к растениям пустынно-степной зоны и обитают на бесплодных каменисто-щебнистых или засоленных субстратах, на галечниках сухих русел пустынно-степных рек и на светлокаштановых почвах.

Особое значение имеет проникновение в Туву олиготипного монгольского пустынно-степного рода *Asterothamnus* (Turcz.) Novop. Два вида этого рода — *A. heteropappoides* (Turcz.) Novop. и *A. poliifolius* (Turcz.) Novop. — обитают в пустынных степях южной Тувы, и лишь *A. heteropappoides* найден в Тувинской котловине в долине р. Тургень. Проникновение туда этого вида связано, видимо, с современным периодом, да и сам род принадлежит к относительно молодым пустынным группам Центральной Азии, отчленившимся не ранее плиоцена из центральноазиатских видов рода *Aster* L. Остролодочники представляют собой хорошо очерченные пустынные виды с крайне ксероморфной структурой. Два вида из этого списка — *Artemisia mongolorum* и *Saussurea papposa* — галофиты, проникающие в юго-восточный Алтай (Чуйскую степь), а второй из них найден также в Хакассии и в южном Забайкалье.

Какие же можно сделать выводы, изучив хотя бы в общих чертах группу эндемичных растений Тувы?

Прежде всего, как это явствует из анализа эндемизма, собственно тувинские эндемы имеют очень небольшой удельный вес, составляя всего лишь 1.13% от всей флоры. Если эту цифру сопоставить с цифрой эндемизма на Алтае, которая, по данным П. Н. Крылова (1905), исчислялась в 9%, то можно сказать, что Тува самостоятельным центром эндемизма не является, хотя и на ее территории идут процессы видообразования.

Вместе с тем обращает внимание довольно значительное количество видов, общих с юго-восточным Алтаем и северо-западной Монголией.

Если на Алтае и в Саянах в позднейшие эпохи плейстоцена и голоцена шло формирование главным образом высокогорно-альпийских, субальпийских и горнолесных видов, то в северо-западной Монголии все процессы видообразования проходили в направлении ксерофилизации и выработки сначала ксерофитов, а затем криоксерофитов.

Какова природа эндемизма и субэндемизма тувинской флоры? Является ли этот эндемизм консервативным, реликтовым, или молодым прогрессивным? П. Н. Крылов при анализе эндемизма алтайской флоры пришел к выводу, что альпийский эндемизм Алтая является прогрессивным, так как значительное большинство алтайских эндемов — виды, слабо отграниченные от близко родственных видов того же рода, обитающих совместно с ними на Алтае. К этому же выводу пришла и М. А. Альбицкая (1946), давшая тщательный флористический анализ степей юго-восточного Алтая. Только к этому же выводу можно прийти и при анализе эндемов Тувы, причем очевидно, что собственно тувинские эндемы являются более молодыми, т. е. возникшими в более позднее время, чем субэндемы, успевшие занять уже обширные территории Алтайско-Саянской и Монголо-Даурской провинций. Наиболее древние пустынные элементы флоры Центральной и Средней Азии, которые должны рассматриваться уже как реликтовые, остаточные, находящиеся в условиях консервации благодаря благоприятному для них современному пустынно-степному континентальному режиму северо-западной Монголии, Тувы и Чуйской степи, лежащих на значительной высоте над уровнем моря.

К этому же периоду (концу плиоцена и началу плейстоцена) М. М. Ильин (1949) относит и период максимального развития пустын-

ной флоры Центральной Азии, которая пришла на смену периоду тропических саванн (конец мезозоя) и степному периоду, относимому автором к плиоцену. Кстати, как это справедливо считают геологи и географы новейшего времени, главным образом с этим периодом, а не с ксеротермической эпохой нужно связывать и наиболее глубокое проникновение на север, в пределы Средней Сибири и Прибайкалья, прастепных элементов Средней и Центральной Азии.

Наконец, последний вопрос. Какие флористические центры, наложившие тот особый отпечаток, которым характеризуется растительный покров Тувы, служили источниками видообразования эндемичной тувинской флоры? Одним из центров видообразования была, во-первых, Котловина Больших Озер северо-западной Монголии (и вообще Монголия), которая дала такие виды, как *Caragana splendens* Schischk. из ряда *Pygmaea*, лапчатки, близкие к серии *Potentilla bifurca* L., и ряд других степных и пустынно-степных видов. Во-вторых, большое значение имел алтайско-саянский центр, давший большое количество высокогорно-альпийских (*Senecio Princei* Simps., *S. Sumneviczii* K. Sobol., *S. Reverdattoi* K. Sobol., *Saussurea Princei* Simps.) и горностепных видов, выработавшихся из элементов «плейстоценового флористического комплекса». В общем, южносибирский горный алтайско-саянский центр сыграл большую роль в формировании горной флоры Тувы, так же как и в формировании флоры Хангая (Павлов, 1929). Несколько меньшее значение имел центральноазиатский горный центр и еще меньшее — среднеазиатский пустынный, представители которых имеют в Туве реликтовые местонахождения. Наконец, Даурия также не была ведущим источником видообразования для территории Тувы. Судя по связям ближайших родичей, восточноазиатский центр представлен во флоре Тувы рядом реликтовых мезофильных элементов, о которых речь будет идти ниже.

III. НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О РЕЛИКТОВОЙ ФЛОРЕ ТУВЫ

Одним из методов в исследовании флоры какой-либо страны является изучение реликтов, т. е. той части слагающих ее видов, которые сохранились с древнейших времен геологической истории и служат свидетелями тех многочисленных и многообразных преобразований физико-географической обстановки, которые претерпела данная территория до настоящего времени.

Реликтовые виды, находящиеся в той или иной степени в дисгармонии с современными условиями окружающей среды, все же изменялись вместе с этой средой с третичного времени. Иначе они вовсе не могли бы сохраниться, так как реликтовая природа их относительна. Реликтовые элементы в современной флоре должны, видимо, рассматриваться как организмы, у которых развитие шло в какой-то степени в направлении, адекватном изменяющимся физико-географическим условиям. И в этом отношении эволюция флоры южных окраин Ангариды, где процессы аридизации климата и перестройка рельефа были основным движущим фактором, на фоне которого шло формирование всего органического мира, наиболее показательна.

Биология, основные морфологические признаки и экология этих растений свидетельствуют уже о достаточно длительном приспособлении их к горностепным и пустынно-степным условиям. Лишь в некоторых случаях действительно наблюдается сокращение жизненности реликтовых растений вплоть до существования их в вегетативном состоянии. Огромное же боль-

шинство реликтовых форм, относящихся к нагорным ксерофитам, и вообще растения пустынно-степных местообитаний отличаются значительной лабильностью и приспособленностью к условиям среды и условиям местообитания. Эти растения в нашей флоре имеют не реликтовый ареал, хотя и отмечается иногда его дизъюнктивный характер.

Не ставя целью настоящей работы анализ всех реликтовых видов во флоре Тувы, остановимся лишь на отдельных представителях выделенных нами реликтовых групп.

Прежде всего, оценивая значение и смысл флористического состава реликтов исследуемой территории в связи и в сравнении с флорой сопредельных стран, в частности со Средней Сибирью и Алтаем, необходимо отметить почти полное отсутствие во флоре Тувы третичных элементов широколиственных лесов, связанных с горной черневой тайгой. Даже в пограничном с Восточными Саянами присаянском горнотаежном районе Тувы, где в неогене произрастала флора широколиственных лесов с примесью хвойных, полностью отсутствуют те характерные растения, которые сопровождают липовые леса на западных склонах Кузнецкого Алатау.

Флора Тувы богата реликтовыми растениями других эпох и других флор, которые входят в ее состав и накладывают на нее своеобразный отпечаток.

Все реликтовые виды растений во флоре Тувы могут быть разбиты на следующие группы:

1) неморально-атлантическая;
2) пацифическая восточноазиатская;
3) горно- и высокогорно-степная средне- и центральноазиатская;
4) пустынная среднеазиатская;
5) перигляциально-степная и гляциальная (реликты «плейстоценового флористического комплекса»);

Неморально-атлантическая группа реликтов

Во флоре Тувы существует всего лишь два вида, которые имеют очевидные западноевропейские связи. Это *Galium vernum* Scop. и *Veronica Teucrium* L. Первое растение свойственно смешанным и хвойным горным лесам северо-восточной Тувы (оз. Доро-Куль, р. Систиг-хем — у устья р. Айни и нижнее течение р. Куйле на северном склоне хр. Танну-Ола).

Действительно ли оно относится к *Galium vernum* Scop., имеющему кавказско-средиземноморский ареал, или к алтайско-саянскому виду, описанному М. М. Ильиным, нам не удалось установить из-за отсутствия экземпляров этого вида. Но это существенной роли не играет, так как *G. Krylovii* Iljin и *G. vernum* ssp. *caucasicum* Iljin представляют собой молодые формы, недавно вычленившиеся из древнего *G. vernum* Scop.

Филогенетические связи этого растения были изучены М. М. Ильиным (1941). Им установлено, что *G. vernum* всегда связан с горными районами. Ареал его лежит в основном на Бессарабо-Подольско-Волынской возвышенности и в южной части Европы. После длительного перерыва он появляется на Кавказе (ssp. *caucasicum* Iljin) и затем на Алтае и в Туве. На Алтае встречается совместно с *G. Krylovii* — видом, очень близким к *G. vernum*. Сильно удалено от основного ареала обитание *G. vernum* в западных Гималаях (Хумба).

Интересны филогенетические связи *G. vernum*. Это растение относится к секции *Cruciata*, в которую входит 6 видов: *Galium vernum*, *G. Krylovii*, *G. cruciatum* Scop., *G. coronatum* Roem. et Schult., *G. articulatum* Sibth. et

Sm., *G. pedemontanum* All., причем, кроме второго, все остальные имеют явно средиземноморскую природу. Изолированное положение *G. vernum* на Алтае и в Гималаях дает основание М. М. Ильину считать, что это растение, а также еще *Brunnera sibirica* Stev., *Dentaria sibirica* Busch, отсутствующие в Туве, жили в верхнетретичное время в лесах типа мезофильных третичных лесов древнего Средиземноморья и были с ними в период влажного климатического режима в более тесных взаимоотношениях. И если В. П. Малеев (1941) деградацию этих лесов относит к межледниковым эпохам или ксеротермическому послеледниковому времени, то М. М. Ильин (l. с.) совершенно справедливо считает, что на востоке в связи с формированием аридных областей эта деградация началась значительно раньше. Он пишет, что образование пустынных пространств не могло не оказать своего иссушающего влияния и на окружающую эту область мезофильную лесную растительность, которая на востоке поднималась выше в горы и ютилась по более защищенным долинам. Окончательный же распад мезофильной третичной растительности произошел, безусловно, в ксеротермическое время. На территории современной Тувы и юго-восточного Алтая условий для сохранения мезофильной третичной флоры почти не было.

Второй вид — *Veronica Teucrium* L. — в настоящее время имеет типично европейский ареал, обнимающий территорию Голландии, Бельгии, Германии, Франции, Испании, Италии, Австрии, Венгрии, Турции и Греции. В европейской части СССР это растение распространено от Ленинградской области на северо-западе до Крыма и Кавказа на юге; за Урал переходит незначительно, распространяясь в Омской области с 57.5° с. ш. После длительного перерыва оно появляется на границе Тувы и Западных Саян на субальпийском лугу. Вообще же это растение свойственно суходольным лугам, луговым склонам, холмам, опушкам березовых лесов. Нахождение *Veronica Teucrium* L. в исследуемой области весьма загадочно, тем более, что и близкий к нему вид *V. Krylovii* Schischk. в Туве встречен также лишь однажды. Данное растение относится к бореально-атлантической группе реликтов, составляющих определенную серию растений во флоре Сибири, отличающуюся неморальным экологическим складом. Проникновение в Сибирь этого растения могло произойти значительно позднее, чем *Galium vernum,* видимо в одну из межледниковых эпох плейстоцена (рисс—вюрм?), после чего произошел распад его ареала.

К этой же группе бореально-атлантических растений в Сибири относится, например, ряд осок: *Carex appropinquata* Schum., *Carex vulpina* L., *C. elongata* L., *C. flava* L., *C. panicea* L. и др.

Пацифическая восточноазиатская группа реликтов

Интересную группу реликтов во флоре Тувы представляют растения восточноазиатского распространения, имеющие в Туве (а отсюда и в Саянах) оторванные от основного ареала изолированные местонахождения. Остановимся лишь на некоторой части этих растений: *Asplenium Sarelii* Hook., *Selaginella borealis* Rupr., *Spiranthes sinensis* Ames., *Delphinium Maackianum* Rgl., *Corydalis remota* Fisch.

Два первых вида — *Asplenium Sarelii* и *Selaginella borealis* — умброфиты, обитатели тенистых известковых скал. Первый вид в Сибири (Иртыш, Алтай, Саяны) представлен более мелкой формой — var. *altajense* Kom., тогда как основная форма этого вида обитает в японо-китайской области. Второй вид относится к подроду *Heterophyllum* (Spring.) Hieron.,

представители которого почти целиком имеют восточноазиатские филогенетические связи. Лишь один вид этого подрода *S. Aitchinsonii* Hier. обитает в скалах Тянь-Шаня, Ирана, Джунгарии и Кашгарии. Ангаро-Саянский и алтайский флористические районы являются самыми западными, до которых доходят эти виды. Только один вид — *S. helvetica* Link. — имеет евразиатский ареал, распространяясь от японо-китайской области до Альп и Карпат. В Саянах и на Алтае такие папоротники, как *Asplenium Sarelii* Hook. и *Polypodium lineare* Thunb., связаны со скальными место-

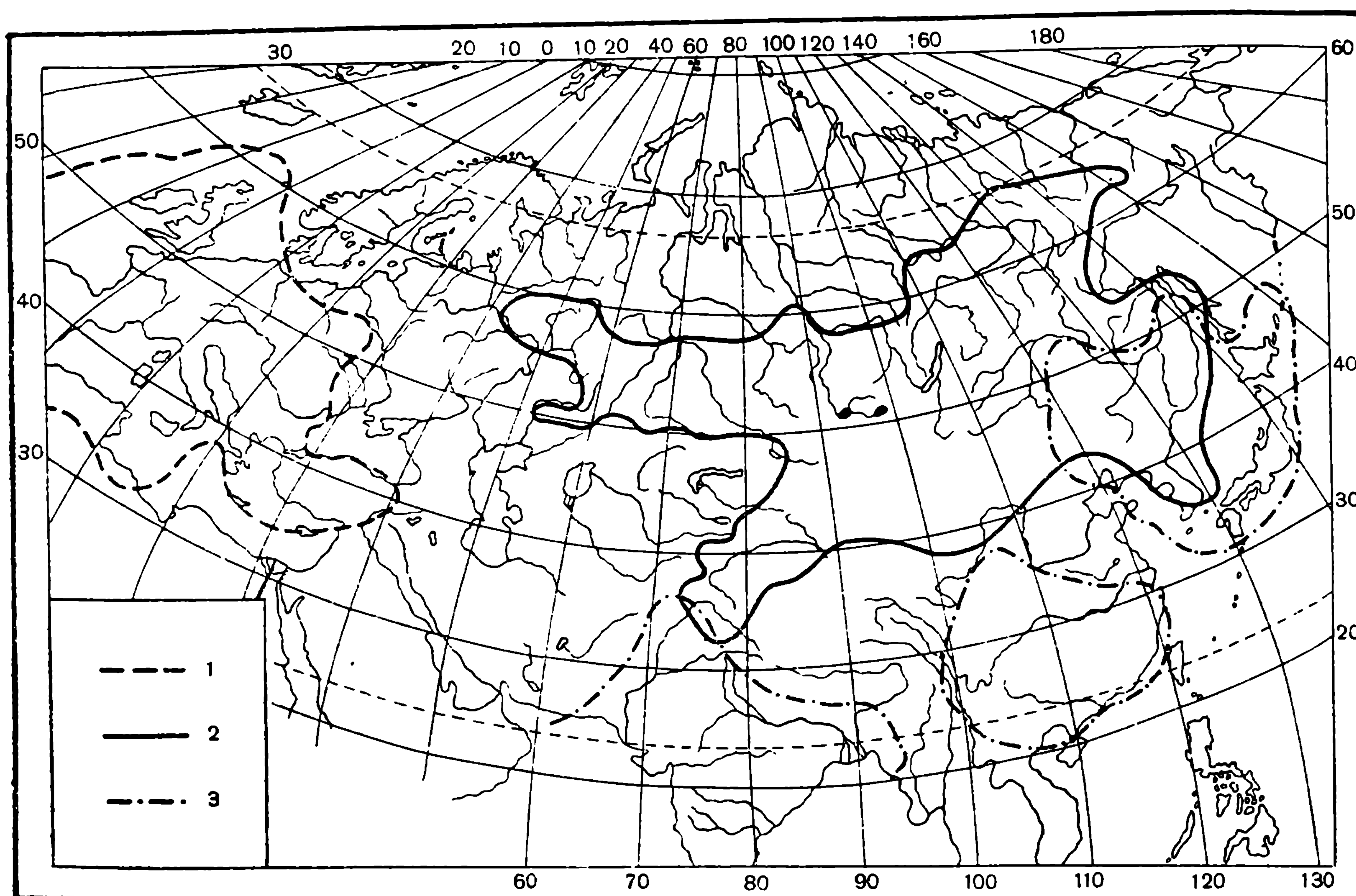


Рис. 6. Ареал видов рода *Spiranthes* L. G. Rich. (по материалам С. А. Невского, Фл. СССР, т. IV, 1935).

1 — S. autumnalis; 2 — S. amoena; 3. — S. sinensis.

обитаниями в пределах черневой тайги, что служит лишним подтверждением глубокой древности этих реликтовых растений в современной флоре, относящейся к третичному времени.

Из сем. *Orchidaceae* один вид — *Spiranthes sinensis* (Pers.) Ames. имеет восточноазиатское и индо-гималайское распространение. В Туве это растение очень редкое. Оно найдено на сыром песчаном берегу р. Бий-хем, в устье р. Тапсы и в долине р. Улу-хем близ г. Чаданы. Все виды рода *Spiranthes* — типичные мезофиты или мезогигрофиты, обитатели лугов, приречных песков, иногда болот. Только один вид — *S. autumnalis* (Balb.) L. C. Rich. — обитает в западном Закавказье, Атлантической и Средней Европе, западном Средиземноморье и в Балкано-Малоазиатской области (Флора СССР, т. V, 1953). Как показывает ареал всего рода *Spiranthes*, виды его занимают почти всю Евразию, частично налегая ареалами в Восточной Азии (рис. 6). Местообитания *S. sinensis* (Pers.) Ames. в Туве имеют явно реликтовый характер и представляют собой остатки некогда широкого здесь ареала этого вида. Видимо, плейстоценовое оледенение и последующие за ним события вызвали редукцию исходного третичного

вида, который сохранил свои производные термофильные расы в атлантической и пацифической частях первоначального ареала. Лишь *S. amoena* (M. B.) Spreng. как более криофильная форма древнего третичного предка уже в послеледниковое время проникла на запад до Урала и даже в восточные районы европейской части СССР. Прайзом и Симпсоном (Prise and Simpson, 1912—1913) и Принцем (Printz, 1927) указывается также найденный ими на склонах хр. Танну-Ола дальневосточный, типичный неморально-лесной вид, обитающий в дубняках, на лугах и в зарослях

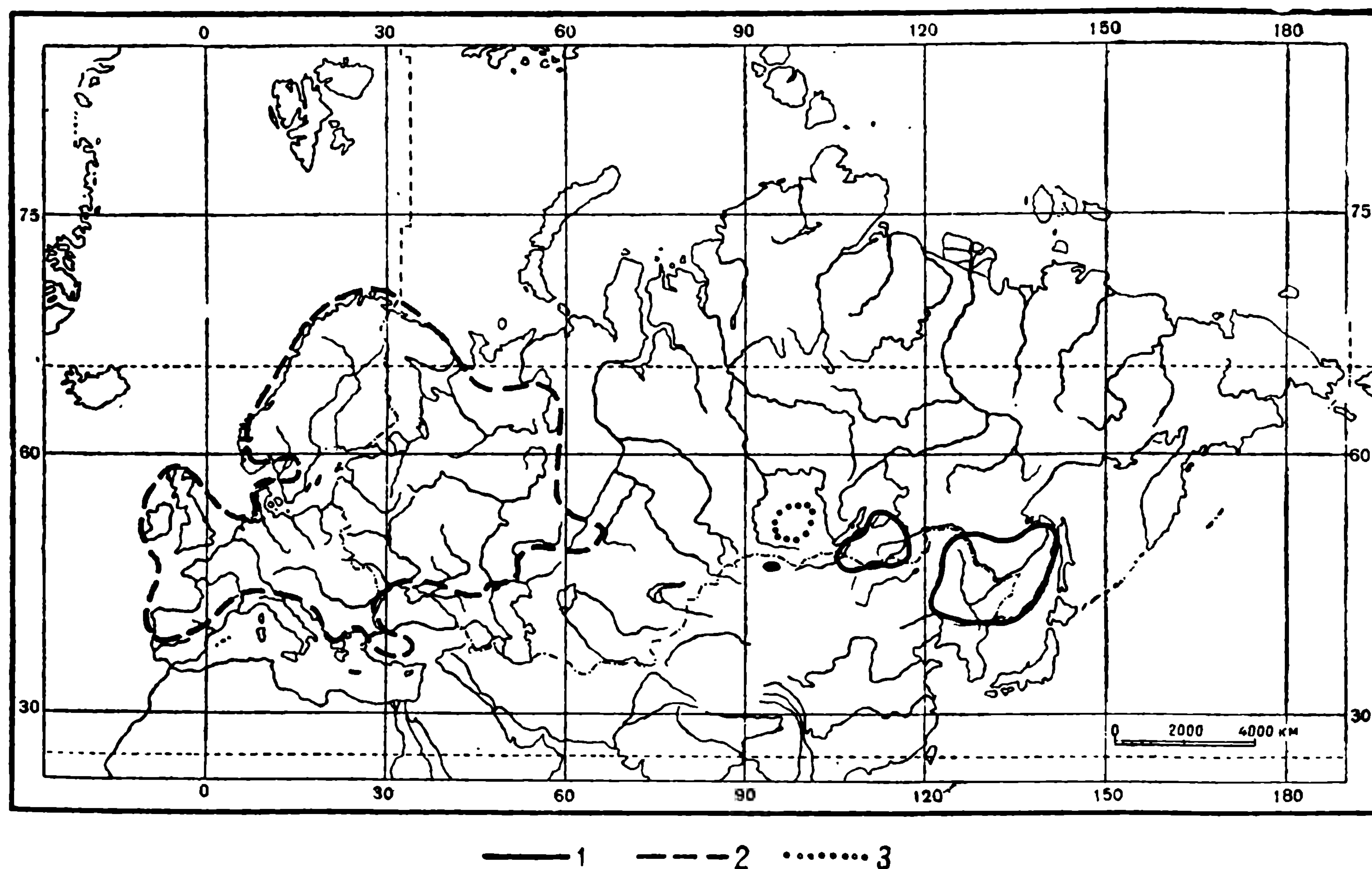


Рис. 7. Ареал некоторых видов рода *Corydalis* L. (по материалам М. Г. Попова, Фл. СССР, т. VII, 1937):

1 — *C. remota*; 2 — *C. Halleri*; 3 — *C.* sp.

кустарников в Северо-Восточном Китае (Маньчжурии) и в Уссурийском крае *Delphinium Maackianum* Rgl. Этот вид живокости относится к монотипному дальневосточному ряду *Litibracteata* Nevski секции *Elatopsis* Huth., связанному рядом переходных форм с среднеазиатскими и европейскими видами.

Приводя данный вид, мы не подвергаем его анализу из-за отсутствия дополнительных материалов.

Наконец, стоит остановиться еще на одном виде хохлатки — *Corydalis remota* Fisch., относящемуся к секции *Pes-gallinaceum* Irmsch. Это растение обитает в лесах, на опушках, полянах, в кустарниках Даурии, на Дальнем Востоке и в Северо-Восточном Китае (Маньчжурии). В Туве оно найдено в северо-западной горной части, прилежащей к Западным Саянам, на субальпийском лугу близ оз. Кара-Куль, на Алашском нагорье. Таким образом, это растение имеет дизъюнктивный ареал, угасающий к западу (рис. 7). По замечанию М. Г. Попова (1927), этот вид очень близко и трудно отличим, с одной стороны, от дальневосточной же *C. ambigua* Cham. et Schlecht., связанной с ним через var. *amurensis* Max., с другой стороны, от *C. Halleri* Willd, свойственной Скандинавии, Средней и Атлан-

тической Европе и европейской части СССР. М. Г. Поповым отмечается также, что хохлатка, растущая на Енисее (Минусинский и Канский районы), обладает признаками, промежуточными между *C. Halleri* и *C. remota* Fisch. От обоих видов эта форма отличается рассеченными не цельными прицветниками. Таким образом, и в данном случае, как и в роде *Spiranthes,* обнаруживается картина разорванного евразиатского ареала. испытавшего редукцию в плейстоцене и восстановившего его частично в голоцене. Поэтому местообитания *C. remota* в горных районах, в частности в Туве, могут быть рассматриваемы как реликтовые, относящиеся к плиоцену или точнее даже к верхнему плиоцену.

Горно- и высокогорно-степная средне- и центральноазиатская группа реликтов

Особое место во флоре Тувы занимают виды горно- и высокогорностепных районов Средней и Центральной Азии, нашедшие на территории Тувы северный предел своего распространения. Из их числа во флоре Тувы отметим следующие:

Carex pycnostachya Kar. et Kir.
Diplachne songorica Roshev.
Orchis umbrosa Kar. et Kir.
Berberis heteropoda Schrenk
Androsace dasyphylla Bge.
Oxytropis hirsutiuscula Freyn
O. trichophysa Bge.
O. pauciflora Bge.
Bupleurum densiflorum Rupr.
Dracocephalum discolor Bge.

и ряд других видов. Все они обитают в горных степях и на степных каменистых склонах, *Carex pycnostachya* Kar. et Kir. — обитатель горных лугов Джунгарии, Тарбагатая, Восточного Тянь-Шаня, Кульджи и северо-западной Монголии. Для Алтая указывается под вопросом (Кречетович, 1935). В Туве очень редкое. *Diplachne songorica* Roshev. — эндем Джунгарии и Тарбагатая, где обитает на каменистых склонах, найден лишь в одном месте на лугу в долине р. Улу-хем близ сел. Шага-Нар. *Orchis umbrosa* Kar. et Kir. — в Туве найдено также на лугах р. Улу-хем близ того же селения. Тувинское местонахождение его представляет значительный интерес тем, что изолировано от основного своего ареала в б. Тургайской области. Приуроченность к горным районам и отсутствие близких филогенетических форм в этих районах заставляют предполагать, что проникновение этого растения на север (возможно также и *Carex pycnostachya*) произошло в одну из более влажных эпох голоцена или даже раньше — в какой-то из межледниковых периодов.

Типичный нагорный ксерофит — *Berberis heteropoda* Schrenk в Туве обитает лишь по южным каменистым склонам хр. Танну-Ола (редкое). Если другой вид этого рода — *B. sibirica* Pall. обычен в горах Алтайско-Саянской и Монголо-Даурской провинций и представляет собой одно из тех растений, которые прошли этап ксерофилизации из мезофильных элементов, то *B. heteropoda* Schrenk относится к аборигенам горностепных районов Средней Азии, проникших на север, в частности в Туву, не ранее ксеротермической эпохи голоцена.

Все упомянутые виды рода *Oxytropis* DC. — нагорные ксерофиты с центром формирования в горах Средней и Центральной Азии. Распространение их в горностепных районах Тувы, а частично и юго-восточного Алтая связано с эпохой обширного развития степной растительности в плейстоцене и проникновения нагорно-степных среднеазиатских видов в южную Сибирь или, в эту же эпоху, — в ксеротермический период голоцена.

Из трех упомянутых видов остролодочников *O. pauciflora* Bge. принадлежит почти исключительно к среднеазиатской секции *Protoxytropis* Bge., в которой из 15 входящих в нее видов 12 распространено преимущественно в горах Средней Азии, 3 доходят на севере до Алтая и Тувы и 3 обитают на Кавказе и в Карпатах. Все эти виды — обитатели или каменистых склонов, ущелий и скал, или альпийских ковровых низкотравных ксерофилизированных лугов (Флора СССР, т. XIII, 1948). Связь их исключительно с горными районами, а также экология говорят о более позднем проникновении в южную Сибирь, нежели неморально-лесных видов средиземноморско-азиатского типа.

Пустынная среднеазиатская группа реликтов

Наличие в современной флоре Тувы типичных представителей пустынь Средней Азии — *Nanophyton erinaceum* (Pall.) Bge., *Haloxylon persicum* Bge., *Salsola nitraria* Pall., *S. gemmascens* Pall., *Anabasis elatior* (C. A. M.) Schischk., *Hololachne soongorica* (Pall.) Ehrh., и степей и полупустынь Евразии, например *Ceratocarpus arenarius* L., вызывает большой интерес с точки зрения познания истории формирования растительного покрова Тувы. Если часть этих растений (например, *Salsola gemmascens*) распространяется довольно далеко на восток в пределы центральной Монголии, то бо́льшая часть их проникает лишь в самые западные ее пределы, а на севере достигает Тувы. Все эти растения в Туве свойственны не только ее южным опустыненным степям, но также и степям Тувинской котловины, где они встречаются не спорадически, а служат эдификаторами пустынных группировок.

Из всех приведенных видов наибольший интерес вызывают *Haloxylon persicum* и *Nanophyton erinaceum* как по приуроченности к типичным пустыням, так и по географическому распространению. Однако саксаул в Туве был найден Прайзом и Симпсоном (1912—1913) в долине р. Хемчик и более никем из последующих исследователей там не отмечался, хотя именно эта западная часть Тувинской котловины исследована более детально, чем другие районы области. Точно так же и *Anabasis elatior* (C. A. M.) Schischk. более никем из исследователей в Туве не был найден.

Nanophyton erinaceum (Pall.) Bge. широко распространен на каштановых почвах Тувинской и Убсинской котловин и образует сплошные чистые заросли на значительных пространствах (до 10 км) с ничтожной примесью других видов: *Stipa glareosa* P. Smirn., *Potentilla astragalifolia* Bge., *Gypsophila desertorum* (Bge.) Fenzl. «Пятно» из *Nanophyton erinaceum* в Тувинской котловине (главным образом в западной части) отделяется от подобного же широкого распространения этого растения вокруг оз. Убса-Нор. Знаменательно также фрагментарное распространение *Nanophyton erinaceum* в пустынных степях юго-восточного Алтая уже в пределах Монголии. Затем это растение вновь появляется лишь в юго-западном углу Монголии, соединяясь там уже со своим основным среднеазиатским ареалом. *Nanophyton erinaceum* относится к монотипному среднеазиатскому пустынному роду. Е. П. Коровин (1935) причисляет его к тем растениям, которые отличают пустынную флору Киргизии от флоры Турана. Локальные местонахождения этого вида в северо-западной Монголии безусловно реликтовые. Нам кажется, что проникновение его в эти районы нужно связывать не с ксеротермической эпохой голоцена, когда уже поднялись и оформились в современном виде Западный Танну-Ола и Монгольский Алтай, а с значительно более ранней эпо-

хой, видимо с плиоценом или началом плейстоцена — временем, когда широко развились пустыни в Центральной Азии и еще не оформились горные барьеры, а существовал среднегорный рельеф, который не мог служить препятствием для миграции флор.

Современные же условия Тувы, характеризующиеся пустынно-степным резко континентальным климатическим режимом, лишь способствуют консервации этих плиоценовых пустынных реликтов. Ни плейстоцен, ни криоксерические и ксеротермические эпохи голоцена также не могли оказать существенного влияния на существование этого растения в Монголии. Сокращение же его, видимо, более обширного третичного ареала произошло во влажные эпохи голоцена. Реликтовые местообитания в Тувинской котловине имеют и некоторые животные монгольского и средиземноморского типа (манул и полуденная песчанка).

По данным А. И. Янушевича (1948), в Тувинской котловине из 13 видов степных млекопитающих 7 видов чисто монгольского типа; из 27 птиц степной котловины также 9 видов монгольские.

Под влиянием плиоценовых пустынь Центральной Азии находились не только современные степи Тувы, но это влияние распространялось, повидимому, и значительно севернее. О существовании пустынного режима в плиоцене в Центральной Азии высказался в последнее время М. М. Ильин (1949).

Таким образом, плиоценовый возраст пустынных элементов Средней Азии в составе современной флоры Тувы не может вызывать особых возражений.

Перигляциально-степная и гляциальная группы реликтов (реликты «плейстоценового флористического комплекса»)

Знаменательным событием в истории русской ботанической географии последнего времени был выход в свет двух работ И. М. Крашенинникова (1937, 1939), посвященных истории флоры Урала с третичного времени. В них на основе глубокого флорогенетического анализа дана картина формирования флоры и растительного покрова в плейстоцене не только Урала, но и в целом для Сибири. Впервые была сформулирована концепция «плейстоценового флористического комплекса», сочетавшего в себе экологически разнородные флористические элементы, у которых основным центром бывшего более обширного (и современного, относительно ограниченного, с рядом дизъюнкций) ареала служат преимущественно горные области южной Сибири и северной Монголии, особенно районы байкало-саяно-хангае-алтайского горного сооружения.

Исследуемая нами территория Тувинской области также частично входила в эту перигляциальную зону ледника, которая или вовсе оставалась не занятой растительностью, или являлась территорией, где шел наиболее активный распад древних третичных элементов. Эта территория находилась под сильнейшим влиянием, с одной стороны, северного ледника, а с другой — горных ледников, которые в эпохи максимального развития спускались в долины.

Число видов, характеризующих этот древний «плейстоценовый комплекс», сохранившихся в современной флоре в качестве реликтов плейстоценового времени, растет по мере все более детального и глубокого изучения истории развития растительности Сибири с третичного времени.

Из 24 видов, анализируемых И. М. Крашенинниковым, во флоре Тувы присутствуют следующие 19: *Lathyrus Gmelinii* Fritsch., *Bupleurum multinerve* DC., *Cerastium pauciflorum* Bge., *Zygadenus sibiricus* L., *Swertia*

obtusa Ldb., *Lagotis altaica* (Willd.) P. Smirn., *Pedicularis compacta* Steph., *P. amoena* Adam., *Gentiana barbata* Froel., *G. decumbens* L., *Allium ambiguum* DC., *Patrinia sibirica* Juss., *Eritrichium pectinatum* (Pall.) DC., *Thlaspi cochleariforme* DC., *Artemisia santolinifolia* Turcz., *Primula cortusoides* L., *Carex pediformis* C. A. M., *Draba sibirica* (Pall.) Thell., *Medicago platycarpa* Ldb.

Лишь очень немногие из них (*Lathyrus Gmelinii* и *Zygadenus sibiricus*) свойственны горнолесным ценозам лиственичных лесов Тувы. Все остальные виды обитают на открытых каменистых или задернованных склонах, на скалах, альпийских и субальпийских лугах и в зарослях кустарников. Бо́льшая часть из них — горные ксерофиты или скорее криоксерофиты, т. е. растения, формирование которых шло в холодных условиях горностепного режима плейстоцена и голоцена. В Туве, как в стране, лежащей на стыке бореального пояса Сибири, испытавшего непосредственное влияние ледника и аридных областей Центральной, а отчасти и Средней Азии, плейстоцен был эпохой интенсивного переформирования третичной флоры. Но так как горные сооружения, возникшие на рубеже четвертичного времени, отгородили Монголию и Туву от непосредственного влияния ледника, основным направлением в эволюции флор их территорий, особенно северных пределов, явилась ксерофилизация третичных элементов. В этом смысле справедливы высказывания, например, П. Н. Овчинникова (1940), считающего, что перигляциально-степные реликты или нагорные ксерофиты — это не «сниженные альпийцы», как считал Д. И. Литвинов (1902, 1927), так как родиной этих растений является не высокогорно-альпийский пояс гор, а среднегорные пояса и равнинно-степные зоны. Однако во флоре Тувы, как и во флоре других флористических областей, имеются гляциальные реликты, т. е. именно «сниженные альпийцы», которые тоже происходят от горных и среднегорных форм, но которые в то же время уже дважды претерпели коренное изменение своей природы в связи с изменением окружающей среды. Альпийская флора, возникшая в четвертичное время в связи с поднятием горных хребтов из лесных и степных форм, позднее подверглась мощным миграциям, вызванным уже оледенением. Часть этой флоры «осела» в равнинных степях или в нижних поясах гор и в настоящее время составляет группу гляциальных реликтов.

В. В. Ревердатто (1934) дал список ледниковых реликтов хакасских степей, который им же в 1940 г. на основании позднейших исследований был значительно дополнен. Тогда же была проведена дифференциация между собственно гляциальными реликтами, т. е. растениями, возникшими в альпийской зоне горных хребтов в моменты, предшествовавшие оледенению и отчасти во время оледенения, и перигляциально-степными реликтами (растения горных степей), выработавшимися в условиях перигляциальной зоны, которые впоследствии стали компонентами флор обширных пространств горных и предгорных степей Сибири. Списки этих гляциальных и перигляциальных реликтов были дополнены при дальнейшем изучении флоры южной Сибири (Соболевская, 1941, 1946).

Видовой состав этих гляциальных и перигляциальных реликтов Хакассии и вообще юга Красноярского края почти полностью повторяется во флоре Тувы. Но если в Хакассии каменистые степи представляют собой довольно редкое явление, то в Туве они имеют настолько широкое развитие, что по площади превосходят равнинные степи и, кроме нижних поясов гор, очень часто в виде фрагментов встречаются в горнолесном поясе. Кроме того, если гляциальные и перигляциальные степи (Кузнец-

кий Алатау) представлены в значительной степени мезофильными элементами «плейстоценового флористического комплекса», то в северо-западной Монголии и Туве преобладающее значение имеет та часть этого комплекса, у которого эволюция проходила в особых условиях криоксерической обстановки высоких нагорий Центральной Азии и само формирование степных ассоциаций каменистых склонов шло за счет не только горных мезофильных элементов, но главным образом ксерофилизированных выходцев различных горных стран (Комаров, 1908). Да и сама эволюция растительных ассоциаций протекала как процесс ксерофилизации древних альпийских и субальпийских комплексов.

Поэтому для всей Центральной Азии правилен тезис Б. Б. Полынова и И. М. Крашенинникова (1921) о том, что процесс ксерофилизации высокогорных элементов в Центральной Азии — событие настоящего времени, еще находящееся в стадии роста и развития. Иными словами, мы имеем перед собой своего рода естественную лабораторию выработки степных ассоциаций на границах субальпийской области. Этот тезис подтверждался тем или иным фактическим материалом не только этими авторами, но и всеми исследователями флоры и фауны Центральной Азии.

Особая роль во флоре каменистых склонов Тувы принадлежит также таким криофилизированным представителям «плейстоценового флористического комплекса», как *Leucopoa; Festuca, Ptilagrostis, Avenastrum, Helictotrichon*. Эти виды возникли в нагорьях Ангарского континента и прошли длительную эволюцию криоксерофилизации в плейстоцене и голоцене.

При этом нельзя, конечно, умалять роль и горных стран, которые безусловно сыграли свою историческую роль в смешении равнинной и высокогорной флор и которые были не только очагами, где консервируется и ныне древняя прастепная флора, но представляли и представляют собой мощные центры видообразования, о чем говорит богатый неоэндемизм флоры Алтая, Саян и Тувы. В этом смысле флора горных районов южной Сибири и северо-западной Монголии в значительной степени самобытна. Здесь аутохтонно. развилась своеобразная криофильно-степная флора, мигрировавшая в эпохи усиленной аридизации климата в голоцене далеко на север — в пределы Верхоянска до 67—68° с. ш. и Момы до 66°40′ с. ш. (Шелудякова, 1948). Горные системы оставались и остаются мощными центрами миграций современной флоры, а гляциальные и перигляциально-степные реликты в горных степях южной Сибири и северо-западной Монголии — свидетелями тех грандиозных событий в эволюции рельефа и климата Евразии, которыми охарактеризовались последние эпохи геологической истории Земли.

IV. МАТЕРИАЛЫ К АНАЛИЗУ НЕКОТОРЫХ АССОЦИАЦИЙ ТУВЫ

Растительный покров Тувы, как и слагающие его флористические группы, подвергся влиянию прогрессирующей аридизации климата в плейстоцене и голоцене. Процессы ксерофилизации протекают и в настоящее время в высоких нагорьях южной Сибири и в Монголии.

Остановимся несколько подробнее на разборе некоторых ведущих растительных ассоциаций.

Каменистые степи, покрывающие склоны южной экспозиции, представляют собой весьма обычное явление в Туве и северо-западной Монголии. Каменисто-щебнистый субстрат или каштановые почвы, или, реже, черноземовидные почвы подстилают эти характерные степные формации. Каменистые степи занимают в Туве в общем огром-

ную площадь, покрывая собой все южные отроги хребтов Западного и Восточного Танну-Ола и все склоны южной экспозиции в Тувинской котловине. Для анализа видов типичной каменистой степи возьмем ассоциацию в долине р. Нарын близ сумона Нарын по южным отрогам хр. Восточный Танну-Ола. Состава этой степи мы уже касались в общем обзоре растительного покрова Тувы (Соболевская, 1950). Описание ее сделано 30 мая 1946 г. в фазе зацветания и развития эфемеров, в начале вегетационного периода. Приводим характерный для нее список растений:

Ephedra monosperma C. A. M.
Hierochloé glabra Trin.
Stipa orientalis Trin.
Avenastrum desertorum (Less.) Podp.
A. mongholicum Roshev.
Poa botryoides Trin.
P. dahurica Trin.
Leucopoa albida V. Krecz. et Bobr.
L. Kreczetoviczii K. Sobol.
Festuca albifolia Reverd.
Agropyrum cristatum (L.) Gaertn.
Carex duriuscula C. A. M.
C. pediformis C. A. M.
Tulipa uniflora (L.) Bess.
Atraphaxis pungens Jaub.
Paraquilegia grandiflora Drum. et Hutch.
Aquilegia viridiflora Pall.
Pulsatilla Turczaninovii Kryl. et Serg.
Stevenia cheiranthoides DC.
Clausia aprica (Steph.) Trotz.
Draba mongolica Turcz.
D. sibirica (Pall.) Thell.
Orostachys spinosa (L.) Meyer
Potentilla sericea L.
P. nivea L.
Chamaerhodos altaica Bge.
Coluria geoides (Pall.) Ldb.
Caragana pygmaea DC.
Astragalus brevifolius Ldb.
Oxytropis Saposchnikovii Kryl.
Euphorbia rupestris C. A. M.
Peucedanum baicalense Koch.
Androsace dasyphylla Bge.
A. Lehmanniana Spreng.
Gentiana angulosa M. B.
Eritrichium Martjanovii Reverd.
E. dahuricum (Pall.) Brad.
Dracocephalum discolor Bge
Artemisia depauperata Krasch.
A. santolinifolia Turcz.

Видовой состав описываемой степи определяют типичные горные ксерофиты с примесью альпийцев. Из 40 видов, приведенных в списке, только шесть: *Avenastrum desertorum, Carex pediformis, Clausia aprica, Draba sibirica, Androsace Lehmanniana* и *Gentiana angulosa* имеют евразиатский и голарктический ареалы, причем часть этих видов высокогорные и аркто-высокогорные. Огромное большинство видов каменистой степи — азиатские аборигены.

Редки скальные элементы, встречающиеся в расщелинах камней юго-восточной Тувы (*Aquilegia viridiflora* и *Paraquilegia grandiflora*). Но особенно флору каменистых степей характеризует присутствие типичных нагорных ксерофитов южносибирского (алтайско-саянского) и монголо-сибирского склада. Немногие из них свойственны высокогорно-альпийскому поясу гор (*Potentilla nivea, Oxytropis Saposchnikovii, Androsace Lehmanniana, Gentiana angulosa*), бо́льшая же часть принадлежит к горностепному поясу и представляет собой криоксерофиты, выработавшиеся или на всем огромном протяжении южной Сибири от Даурии до Урала (*Poa botryoides, P. dahurica, Avenastrum mongholicum, Leucopoa albida, Festuca albifolia, Stevenia cheiranthoides, Potentilla sericea, Chamaerhodos altaica, Androsace dasyphylla*), или лишь на ограниченной территории Алтайско-Саянско-Хангайской горной дуги. Сюда относятся *Leucopoa Kreczetoviczii, Astragalus brevifolius, Oxytropis Saposchnikovii, Eritrichium Martjanovii, E. dahuricum, Artemisia depauperata.* Только немногие представители этого горностепного комплекса уже в голоцене продвинули свои ареалы далеко на запад за пределы Урала (*Avenastrum desertorum, Carex pediformis* и *Carex duriuscula*). Типичный эдификатор каменистых степей Хакассии и равнинных степей Тувы и северной Монголии — *Agropyrum cristatum*, имеющий своего викариата в Европе и

европейской части СССР в виде *A. imbricatum* (M. B.) Roem. et Shult., на каменистых степях Тувы является совсем не типичным растением.

Таким образом, каменистые степи горных склонов Тувы характеризуются видовым составом из сибирских и монголо-сибирских криоксерофитов. Флороценогенез, протекавший в высоких нагорьях Ангариды, явился выражением прогрессивной ксерофилизации, под знаком которой шла здесь эволюция растительного и животного мира голоцена.

Злаково-полынно-караганниковая или дерновинно-злаково-караганниковая степь принадлежит к зональному типу растительности Тувы и покрывает слабо всхолмленные водоразделы и пологие склоны. Почвы, как правило, каштановые, наиболее широко распространенные в степной и пустынно-степной зонах Тувы. Травостой степи разреженный — покрытие 60%, высота не превышает 15—20 см. Эта степь характеризуется кустарниковым ярусом из *Caragana pygmaea* DC. или *C. Bungei* Ldb. У подножий горных склонов появляется обычно *C. splendens* Schischk. Кустарники покрывают площадь степи от 10 до 40%.

Приводим список типичного участка степи (эдификаторы отмечены звездочкой):

Ephedra monosperma C. A. M.
Agropyrum cristatum Gaertn.
Stipa glareosa P. Smirn.
S. orientalis Trin.
Diplachne squarrosa (Trin.) Max.
Koeleria gracilis Pers.
Festuca jenisseensis Reverd.
F. pseudovina Hack.
Carex duriuscula C. A. M.
Allium tenuissimum L.
Kochia prostrata (L.) Schrad.
Nanophyton erinaceum (Pall.) Bge.
Ceratocarpus arenarius L.
Dianthus versicolor Fisch.
Stellaria dichotoma L.
Alyssum biovulatum N. Busch.
Thalictrum foetidum L.
Potentilla bifurca L.
P. acaulis L.
Spiraea hypericifolia L.
Caragana pygmaea DC.
C. Bungei Ldb.
C. splendens Schischk.
Convolvulus Ammannii Deser.
Statice Gmelinii Willd.
Goniolimon speciosum (Willd.) Boiss.
Euphorbia tschujensis Prokh.
Eritrichium Martjanovii Reverd.
Veronica incana L.
V. pinnata L.
Thymus asiaticus Serg.
Leonurus lanatus (L.) Spreng.
Scutellaria grandiflora Sims.
Dracocephalum foetidum Bge.
Galium verum L.
Aster altaicus Willd.
Artemisia frigida Willd.
Orostachys spinosa (L.) Meyer

Этот список особенно интересен в сопоставлении его со списками южноенисейских (хакасских) степей.

В. В. Ревердатто (1947а), в течение многих лет изучавший степи Хакассии, дал их сводный анализ. Эдификаторы представлены широко распространенными, главным образом евразиатскими и голарктическими видами, среди которых преобладают *Stipa capillata* L., *Festuca valesiaca* Schleich., *Koeleria gracilis* Pers., *Diplachne squarrosa* (Trin.) Max. и другие многолетние растения. Не эдификаторы представлены азиатскими эндемами. К сожалению, автор почти не дает видовых списков и ограничивается ареало-статистическим анализом этих степей.

Что представляют собой степи Тувы, видовой список флоры которых приведен выше? Эти степи, свойственные Тувинской котловине, имеют переходный характер от южных опустыненных степей Убсанорской котловины к степям Хакассии. Список представлен растениями, из которых 73% имеют азиатский (широко азиатский, монголо-сибирский, монголо-алтайско-саянский, центральноазиатский, восточносибирский, чуйско-монгольский и монголо-даурский) ареал и только 27% видов распространены во всей Евразии и Голарктике. Иначе говоря, и здесь, как и в степях

Хакассии, мы наблюдаем абсолютное господство азиатских аборигенов. Но анализ эдификаторов тувинских степей дает совершенно иную картину, чем эдификаторов степей Хакассии. Из 16 эдификаторных видов злаково-полынно-караганниковой степи 11 видов, или 69%, имеют азиатский ареал. Это следующие виды:

Agropyrum cristatum (L.) Gaertn.
Stipa orientalis Trin.
Carex duriuscula C. A. M.
Allium tenuissimum L.
Stellaria dichotoma L.
Nanophyton erinaceum (Pall.) Bge.
Potentilla acaulis L.
Caragana pygmaea DC.
C. Bungei Ldb.
Convolvulus Ammannii Deser.
Artemisia frigida Willd.

Только 5 видов, составляющие 31%, являются широко распространенными: *Koeleria gracilis*, *Diplachne squarrosa*, *Festuca pseudovina*, *Potentilla bifurca* и *Veronica incana*. Это растения с голарктическим евразиатским и евросибирским ареалом. Бóльшая часть азиатских представителей ограничивает свое распространение Алтайско-Саянской и Монголо-Даурской провинциями.

Таким образом, степи Тувинской котловины, несмотря на сходство со степями Хакассии, имеют и коренные отличия от них, лежащие в генезисе этих степей. Если степи Хакассии формировались под очень сильным влиянием евразиатского степного центра, то степи Тувы производные южного центрально- (а отчасти и средне-) азиатского центра. Об этом свидетельствует абсолютное господство азиатских видов в составе этих степей.

Анализ флоры степей Тувы еще раз подтверждает мысль, высказанную еще И. Пачоским (1910) и в наши дни В. В. Ревердатто (1947а) и М. Г. Поповым (1949) о том, что степи Евразии — древнейшее образование.

Все основные эдификаторы степных ассоциаций представлены кустарниками, полукустарниками или многолетними травами. Систематически виды хорошо очерчены. Эти древние плиоценовые степи имели если и фрагментарное, то все же широкое распространение и на юге сливались со степными формациями, вытесненными впоследствии пустынями.

П. Н. Овчинников (1940), анализируя горные степи Средней Азии, пришел к выводу об общности происхождения этих степей и степей Евразии и о решающей роли в эволюции среднеазиатских степей тех дислокаций, которые ознаменовали собой конец третичного и начало четвертичного времени и вызвали значительный дефект в раннее сплошном распространении этих степей. Однако абсолютное господство в степях северо-западной Монголии, а отчасти и южной Сибири монголо-сибирских, алтайско-саянских и центральноазиатских форм говорит за то, что уже длительное время эти степи существуют независимо от остальных степей Евразии. Присутствие в их составе эндемичных рядов, как, например, ряда *Barbatae* рода *Stipa* L., ряда степных видов родов *Poa* L. и *Festuca* L., а также *Caragana* Lam. ряда *Pygmaea* и др., свидетельствует о том, что степная флора южной Ангариды в значительной степени самобытна. Наличие в этих степях, с одной стороны, пустынных реликтовых элементов, как *Nanophyton erinaceum*, а с другой — представителей прогрессивного эндемизма (*Caragana splendens*, *Festuca jenisseensis*, *Eritrichium Martjanovii*) подтверждает, что северо-западная Монголия в ее горной и нагорной частях и Алтайско-Саянская провинция являются не только музеями, где сохраняются виды третичной флоры, но вместе с тем их современные условия благоприятствуют видообразованию, и эти территории выступают как мощные центры флоро- и ценогенеза.

Опустыненные каменисто-щебнистые степи южной Тувы, покрывающие шлейфы южных подножий хр. Танну-Ола на каштановых и каменисто-щебнистых слабо солонцеватых почвах, являются дальнейшим, более южным, проявлением зональности. Эти степи фрагментарно встречаются также и в Тувинской котловине и в виде затухающих последних северных очагов в Минусинской равнине, где они описаны В. В. Ревердатто (1947а) как «каменисто-пустынные степи». По своей фитоценологической структуре, по характеру видового состава и, наконец, по господству пустынных представителей *Nanophyton erinaceum* и *Stipa glareosa* эти степи приближаются к разряду полупустынь. Они характеризуются исключительно бедным видовым составом, насчитывающим на конкретном участке не более 12—16 видов, покрытием 30—40% и высотой травостоя, не превышающей 6—10 см.

На огромном пространстве всех южных подножий хр. Танну-Ола зарегистрирован список лишь 33 видов, который уже был приведен нами при первом описании этих степей (Соболевская, 1947б) и дается как сводный список для настоящего анализа:

Diplachne squarrosa (Trin.) Max.
Stipa glareosa P. Smirn.
S. orientalis Trin.
Agropyrum cristatum (L.) Gaertn.
Koeleria gracilis Pers.
Allium Krylovii K. Sobol.
A. tenuissimum L.
Kochia prostrata (L.) Schrad.
Astragalus monophyllus Bge.
A. laguroides Pall.
Oxytropis eriocarpa Bge.
O. tragacanthoides Fisch.
Bupleurum pusillum Kryl.
B. densiflorum Rupr.
Convolvulus Ammannii Deser.
Euphorbia tschujensis Prokh.
Echinopsilon divaricatum Kar. et Kir.
Nanophyton erinaceum (Pall.) Bge.
Petrosimonia monandra (Pall.) Bge.
Ptilotrichum canescens C. A. M.
Gypsophila desertorum (Bge.) Fenzl.
Stellaria dichotoma L.
Potentilla Porfirii K. Sobol.
P. astragalifolia Bge.
Umbilicus leucanthus Ldb.
Goniolimon speciosum (Willd.) Boiss.
Dracocephalum peregrinum L.
Lagochilus ilicifolius Bge.
Artemisia frigida Willd.
Cirsium igniarium Spreng.
Scorzonera austriaca Willd.
Caragana Bungei Ldb.
C. pygmaea DC.

Опустыненные степи в зависимости от местных эдафических и орографических условий представлены несколькими вариантами, однако у всех имеются следующие общие черты: во-первых, *Artemisia frigida* здесь уже не эдификатор, как в северных тувинских степях и, во-вторых, для списка этих степей характерны виды, свойственные горным степям и пустыням Центральной и Средней Азии: *Astragalus monophyllus*, *Ptilotrichum canescens*, *Echinopsilon divaricatum*, *Petrosimonia monandra* и *Scorzonera austriaca*. Местами среди камней произрастает *Artemisia argyrophylla*.

Из 33 видов, зарегистрированных в степи, только 3 — *Koeleria gracilis*, *Diplachne squarrosa* и *Kochia prostrata* — широко распространены. Они составляют всего 9% от списка. Остальные 30 видов (91%) обладают азиатским ареалом. Среди эдификаторов также отмечается абсолютное господство (80%) центральноазиатских, монголо-даурских, монгольских, монголо-алтайских и чуйско-монгольских видов. Не эдификаторы почти целиком центрально- и среднеазиатские горностепные и пустынно-степные растения. Ряд видов эндемичен для северной части Котловины Больших Озер северо-западной Монголии и юго-восточного Алтая и один вид — *Allium Krylovii* — эндем южной Тувы (возможно, и Котловины Больших Озер). Обращает внимание бедность даурскими видами. Лишь в самой восточной окраине степи найдены *Cymbaria dahurica*, *Eritrichium dahuricum*, *Astragalus laguroides*.

Самые характерные ландшафтные растения опустыненных степей южной Тувы: *Nanophyton erinaceum*, *Stipa glareosa* и *Stipa orientalis* — свидетельствуют о том, что, во-первых, эти степи принадлежат к центрально-азиатскому центру и получили от него основных аборигенов — ковыли ряда *Barbatae*, а во-вторых, о том, что в формировании этих степей принял участие древний среднеазиатский флористический центр, выражением чего служили реликтовые пустынные виды.

Прочая часть видового состава степи сформировалась в Монголо-Алтае-Саяно-Хангайской дуге и представляет собой более молодую, голоценовую по возрасту часть видов. О более ослабленном влиянии евразиатского степного центра говорит весьма незначительная роль эдификаторов дерновинно-злаковых степей *Diplachne squarrosa* и *Koeleria gracilis*.



Рис. 8. Высокогорная степь среди валунов на хр. Монгун-Тайга в юго-западной Туве.

Особенностью видового состава опустыненных степей является сочетание в них древних реликтовых форм с формами молодыми, возникшими в основном в сухие периоды плейстоцена и голоцена как в пустынно-степных долинах, так и высоко в горах. В. Л. Комаров (1908), Н. В. Павлов (1929), А. А. Юнатов (1950), Е. Г. Победимова (1933) и другие показали роль высоких нагорий в формировании современной флоры Центральной Азии.

Высокогорные степи (рис. 8) покрывают плоские водораздельные пространства на высоте 2200—2400 м над ур. м. Несмотря на развитие здесь горнолуговых почв, среди них в комплексе постоянно отмечаются в виде вкраплений участки каштановых почв. Флора степей носит смешанный характер со значительной (24.4%) примесью альпийцев. При-

водим список видов долины р. Толайлы (хр. Монгун-Тайга) в юго-западной Туве (Соболевская, 1947б):

Ephedra monosperma C. A. M.
Poa dahurica Trin.
Festuca albifolia Reverd.
F. Kryloviana Reverd.
Agropyrum cristatum (L.) Gaertn.
A. pseudoagropyrum Franch.
Cobresia Bellardii (All.) Degland.
Allium clathratum Ldb.
Iris flavissima Pall.
Melandrium apetalum (L.) Fenzl.
Aconitum Smirnovii (Sukacz.) Steinb.
Pulsatilla campanella Fisch.
Berberis heteropoda Schrenk
Potentilla sericea L.
P. viscosa Don.
Oxytropis tragacanthoides Fisch.
Oxytropis oligantha Bge.
O. trichophysa Bge.
Gentiana decumbens L.
Orostachys spinosa (L.) Meyer
Androsace Lehmanniana Spreng.
Bupleurum pusillum Kryl.
Pedicularis euphrasioides Steph.
Peucedanum Hystrix Bge.
Myosotis asiatica Schischk.
Veronica spicata L.
Leonthopodium leonthopodinum Hand.-Mazz.
Aster alpinus L.
Arctogeron gramineus L.
Artemisia depauperata Krasch.

Характер травостоя степи определяют злаки *Festuca albifolia, Koeleria altaica, Poa dahurica* и полыни *Artemisia depauperata* и *Artemisia frigida.*
Из полыней явно преобладает *Artemisia depauperata.* Изредка в степи близ валунов встречаются кустарники: *Berberis heteropoda, Cotoneaster uniflora,* а также группами *Aconitum Smirnovii* и *Myosotis asiatica.* Проективное покрытие составляет 50% при высоте травостоя в 10 см. Со степями юго-восточного Алтая эти степи роднит присутствие чуйско-монгольских эндемов: *Oxytropis oligantha, O. tragacanthoides, O. trichophysa, Peucedanum Hystrix.* Но своеобразие и оригинальность данной степи определяется не только смешанным гляцио-степным характером травостоя. В периферической части, в долине рек, у озер в условиях повышенного увлажнения и более или менее выраженного микрорельефа эта степь переходит в «луго-степь», в которой, наряду со степными и альпийскими формами, преобладают луго-болотные виды, как, например, *Alopecurus pratensis* L., *Carex microglochin* Whlb., *C. dichroa* Freyn, *Poa sibirica* Roshev., *Hordeum brevisubulatum* Link. и *Deschampsia koelerioides* Rgl. На вершинках бугров сохраняется характер степи с фоном из *Ptilagrostis mongolica* Griseb. Криофильные высокогорные степи представляют нередкое явление в горах Алтая, Саян, Кузнецкого Алатау и северо-западной Монголии. В горах южной Сибири и северо-западной Монголии происходит и в настоящее время формирование ксерофитной флоры, резко отличной от флоры Евразиатской степной области. Но особого внимания в этих степях заслуживают вкрапления «луго-степи» или «болото-степи», которые, кроме Тувы, были нами обнаружены и описаны (Соболевская, 1941) на восточных склонах Кузнецкого Алатау в Уленьской котловине, в долине р. Каро. Вместе с осоками *Carex curaica* Kunth., *C. capitata* L., *C. Oederi* Retz. и лугово-болотными формами разнотравья (*Parnassia palustris* L., *Juncus Gerardii* Lois.) на повышенных участках растут *Vicia cracca* L., *Ptilagrostis mongolica* Griseb., *Arctogeron gramineus* L., *Scorzonera radiata* Fisch., *Cobresia filifolia* C. B. Clarke, *Allium schoenoprasum* L., *Libanotis condensata* (L.) Crantz., *Oxytropis glabra* (Lam.) DC. и др. Это же сочетание степняков, альпийцев и болотных форм очень ярко выступает в кобрезиево-кустарниковых зарослях.

Еще Д. И. Литвинов (1927) писал, что растительные сообщества или группировки в степных губерниях европейской части СССР с участием изолированно растущих редких видов часто альпийского характера сложились в очень отдаленное от нас время. В дальнейшем эта мысль

Д. И. Литвинова была развита И. М. Крашенинниковым (1937), показавшим приемами флорогенетического анализа, что природа таких оригинальных сочетаний растительности лежит в том, что на огромном пространстве южной Сибири в перигляциальной зоне ледника находилась широкая полоса, занятая растительностью, для которой была характерна слабая дифференцированность в общих экологических условиях и в составе лесных, а также полуоткрытых (типа степных и частью луговых) группировок. Эта особенность сочеталась с суровыми общеклиматическими условиями, приближаясь в целом к тому физико-географическому режиму, который в современной обстановке более всего напоминает субальпийские области и горную лесостепь средних широт Азии (рис. 9).



Рис. 9. Щебнистая тундра на хр. Чихачева в юго-западной Туве.

Эти горные и высокогорные комплексы представляют собой сообщества, сформированные криофилизированными элементами третичной растительности и альпийскими и субальпийскими видами. Основная роль в формировании современного растительного покрова Ангариды, особенно ее южных горных окраин, принадлежит «плейстоценовому флористическому комплексу», состоящему из целой гаммы экологически разнородных форм, куда относятся такие криофилизированные элементы, как *Ptilagrostis, Helictotrichon* и ряд овсяниц и мятликов.

Не менее своеобразна в Туве и лесная растительность, в которой основной древесной породой является лиственица, образующая в большинстве случаев границу леса и дающая чистые лиственичные леса паркового типа, подобно парковым лесам Алтая и Кузнецкого Алатау.

Все мезофильные реликтовые элементы плейстоценового флористического комплекса, обнаруженные на Южном Урале, свойственны именно этим осветленным лесам ксерофилизированного типа. Видовой состав их

следующий: *Agropyrum angustiglume* Nevski, *Elymus dahuricus* Turcz., *Bromus sibiricus* Drob. (редко), *Aquilegia sibirica* Lam., *Zygadenus sibiricus* L., *Iris ruthenica* Ker.-Gawl., *Scorzonera radiata* Fisch., *Carex macroura* Meinsch., *Dianthus versicolor* Fisch., *Trifolium lupinaster* L., *Lathyrus Gmelinii* Fritsch, *Carex amgunensis* F. Schmidt.

Лиственичные леса развиваются на подзолистых серых лесных почвах и реже на черноземах. Серые лесные почвы могут рассматриваться как реликтовые. Вероятно, во время, предшествующее ксеротермическому периоду, эти горные пространства были заняты степями. Позднее лесная экспансия, происходившая в основном в послексеротермическое время в наступившую более влажную эпоху, способствовала сокращению здесь степных массивов. Однако достаточно сильная сухость воздуха и относительно малое количество осадков в свою очередь не способствовали активной миграции бореальных евразиатских голарктических элементов. Крупный лесной район в Туве — присаянский горнотаежный — характеризуется широким развитием типично таежных и типично бореальных форм и максимальным сокращением степных массивов. Казалось, что именно в этом районе, судя по соседним черневым массивам Саян, следовало бы ожидать сохранения третичных широколиственных реликтов.

Однако за исключением единственного представителя мезофильно-лесной средиземноморской флоры — *Calium vernum* Scop. — здесь третичные элементы не найдены. Повидимому, основная причина в данном случае кроется не в исторических факторах, а в современных условиях, которые не способствовали сохранению этих термофильных влаголюбивых представителей тургайской флоры. Почему же третичные реликтовые элементы сохранились в севернее лежащих районах Сибири, в частности на Салаирском кряже? Нам думается, основная причина здесь кроется в годовом количестве осадков, в их распределении по временам года и средних годовых температурах. Сравнивая имеющиеся у нас данные, мы получаем следующее: в Кондоме, в 20—25 км от «липового острова», по данным Кондомской метеостанции, выпадает в год в среднем 819 мм осадков, при средней годовой температуре —0.6°. В значительно южнее лежащем присаянском районе северо-восточной Тувы имеются следующие климатические показатели, по данным метеостанции г. Тора-хем (Толжинский район). Осадков здесь выпадает в год 284 мм, наименьшее количество 238 мм, наибольшее 347, причем наибольшее количество (69.2%) падает на лето (на осень — 17.8%). Зимой выпадает относительно малое количество осадков (8.9%) и весной минимальное (4.1%). При таком небольшом количестве выпадающих осадков этот район имеет довольно низкие температуры: средняя годовая температура равна —5°, минимальные температуры доходят до —57°. Даже в летние месяцы наблюдаются резкие понижения температуры (до —8° в июле), а также отмечаются летние заморозки и снегопады уже в августе. В общем крайне неблагоприятные условия существования, выражающиеся в относительно малом количестве годовых осадков и низких среднегодовых температурах, не могли способствовать консервации здесь третичных широколиственных реликтов. Зато иные, более поздние наслоения ксеротермического времени и наступившего за ним криоксерического способствовали не только сохранению плиоценовых древнестепных элементов, но и формированию новых эндемичных степных и пустынно-степных форм.

V. ЭТАПЫ ФОРМИРОВАНИЯ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ТУВЫ С ТРЕТИЧНОГО ВРЕМЕНИ

Попытаемся теперь хотя бы в самых общих чертах наметить те основные пути, по которым шло формирование современного растительного покрова Тувы и слагающих его флористических элементов с третичного времени.

Изучаемая территория Тувинской области отличается той особенностью, что на протяжении третичного времени она находилась под влиянием умеренно теплого климата, а затем холодной суровой обстановки плейстоцена, с одной стороны, и под влиянием ксерофитных центров Азии — с другой.

Разнообразие внешних условий, создавшееся в результате коренной перестройки рельефа и климата в конце третичного времени, привело к бурному формированию новых видов растений на территории Алтае-Саяно-Дауро-Хангайской горной дуги, отличающейся высоким процентом эндемизма.

Если отмирание третичных термофильных растений происходило в условиях холодно-сухого климата плейстоцена сравнительно быстро, то формирование новых видов, совершающееся и ныне, шло постепенно в виде преобразования мезофильных элементов и превращения их в нагорно-ксерофитную флору, столь характерную для всех южных горных окраин Ангариды.

Особое же значение для эволюции растительного покрова и флоры южной Сибири и северо-западной Монголии имел своеобразный характер развития рельефа и климата этой территории.

Флоры, переходя (в историческом разрезе) в качественно иные флоры, не совершают этот переход скачкообразно; последний происходит путем постепенной потери одних видов и включения в их состав других, новых, возникающих из близких им видов предшествующей флоры (эндемы Тувы) или вклиниванием в их состав в результате миграций. В плейстоцене и голоцене не изменился общий ход эволюции растительного покрова этой территории. Продолжалась выработка нагорно-ксерофитной флоры, сохранялись древние степные элементы и постепенно отмирали древние термофильно-мезофильные элементы тургайской флоры.

Таким образом, современный облик растительного покрова Тувы и ее флористического состава представляет собой результат длительного развития всей природы того участка Азии, в состав которого она входит, причем развития, протекавшего в относительно спокойных условиях лишь постепенно увеличивающейся, прогрессивной аридизации, продолжавшейся даже и позднее — в периоды наступившего резкого похолодания в плейстоцене.

Географически Тува входит в состав территории, для которой уже с палеозоя характерен континентальный режим, окончательно установившийся с мезозоя. Для верхнего мезозоя и особенно для третичного периода характерно наличие озерно-речного ландшафта, гидрографическая сеть которого характеризовалась наличием обильных сточных пресных озер, значительно сокративших свою поверхность в голоцене. Второй особенностью этой территории является наличие сильнейшего влияния пустынного режима Монголии, проявившегося уже в плиоцене и особенно усилившегося в плейстоцене.

Э. М. Мурзаев (1948б) пишет, что ряд фактов убеждает нас в том, что эта страна испытала большое усыхание с конца плиоцена, в результате чего

сильно сократились площади озер, высохли реки, резко возросла аридность климата, пустыни достигли наибольшего развития. При этом важно отметить, что размеры этого усыхания на западе страны оказались гораздо больше, чем в центре и на востоке, и пустыня именно на западе Монголии продвигается дальше всего на север. Следы этого усыхания, имеющего прогрессирующий характер, имеются всюду в виде ископаемых остатков животных и растений на всей территории Монголии.

Многочисленные работы палеоботаников: А. Н. Криштофовича (1930, 1936, 1946б), П. А. Никитина (1938, 1940), В. Н. Сукачева (1938), И. В. Палибина (1933) и других дают уже достаточное количество материала, по которому можно судить о характере растительного покрова третичного времени всей Сибири и, в частности, ее южных окраин.

В эоцене вся северная и восточная Азия была покрыта растительностью цагаянского типа, основными компонентами которой являлись: *Sequoia, Taxodium, Libocedrus, Trochodendroides, Platanus, Viburnum, Grewia, Alnus.* Для Алтая, Монголии и Туркестана эоценовая флора неизвестна; по предположению А. Н. Криштофовича (1930, 1932, 1946б), М. Г. Попова (1927) и Е. М. Коровина (1935) в последних двух провинциях уже существовала растительность ксерофитного и даже пустынного типа. До Каспия и Туркестана проникало влияние полтавской тропической флоры.

Олигоцен Ангариды характеризуется широким развитием тургайской флоры, занимавшей обширное пространство на всем протяжении от Аральского моря до Сахалина и Аляски. Тургайская флора сравнительно однообразна, хотя ископаемые флоры из различных мест олигоценового возраста несколько отличаются одна от другой видовым составом.

Анализ отпечатков угленосной толщи Чуйской степи показывает наличие древесной растительности. Флора состояла из *Diospyros brachysepala* A. Br., *Juglans acuminata* A. Br., *Populus* sp., *Alnus* sp., *Salix* sp., *Quercus* sp. Из хвойных здесь росли *Pinus* sp. и *Tsuga* sp. Произрастала здесь и *Trapa borealis* Heer. В степи Самаха по отпечаткам определены листья клена, бука и других растений.

А. В. Аксарин (1938), изучавший Чуйский буроугольный район, считает, что флора палеогена Чуйской степи отличается от флор Западной Сибири этого же возраста «большей бедностью форм и развитием более холодостойких родов» и вместе с этим отсутствием таких термофилов, как вяз, липа, *Pterocarya.* Он связывает это обстоятельство с существовавшими уже тогда в Чуйской степи неблагоприятными условиями.

Миоценовая флора Сибири представлена широколиственными лесами тургайского типа с наличием в ее составе уже значительного количества современных представителей. Флора с р. Бухтармы на Алтае является одним из классических примеров, хотя возраст ее, по заключению различных авторов, колеблется между миоценом и плиоценом. Основной видовой состав этой флоры широколиственных лесов: *Sequoia Langsdorffii* Heer, *Abies alba* Mill., *Picea excelsa* Link., *Pinus* sp., *Betula lenta* Willd., *B. Sokolovii* Schmalh., *Alnus cordifolia* Tenore, *A. glutinosa* Gaertn., *Carpinus betulus* L., *Corylus avellana* L., *Fagus Antipovi* Heer, *F. ferruginea* Ait., *Quercus etimodrys* Ung., *Populus Heliadum* Ung., *Salix viminalis* L., *Tilia cordata* Mill., *Juglans crenulata* Schmalh., *Spiraea opulifolia* L., *Prunus serrulata* Heer, *Fraxinus ornus* L., *Acer ambiguum* Heer, *Liriodendron tulipifera* L., *Juniperus communis* L. и др. Как видно из приведенного списка, эта флора широколиственных лесов с примесью хвойных содержала много современных видов.

Таким образом, на основании всего накопленного солидного палеоботанического материала можно сделать вывод, что современная территория Тувы в палеогене и частично в неогене находилась в области развития широколиственных лесов с примесью хвойных. Эта типичная тургайская флора имела абсолютное господство во всей Сибири, но по мере движения к югу область ее сплошного распространения прерывалась обширными озерными пространствами, занятыми по периферии травянистой растительностью, возможно саваннового типа. Как утверждает М. М. Ильин (1947), Тува уже в те отдаленные времена лежала на стыке тургайской лесной флоры и какой-то ксерофитной травянистой флоры, произрастающей в депрессиях северной Монголии. Уже тогда намечалась деградация третичных термофильных типов растительности и приближение их к современным, что обусловливалось наступившим похолоданием и прогрессирующей сухостью климата.

Но конец третичного периода, именно плиоцен, был поворотным в дальнейшей эволюции растительного покрова Ангариды. Если для миоцена мы можем лишь предполагать, что озерно-степной ландшафт простирался по крайней мере до пределов Тувинской котловины, то для определения характера ландшафта северо-западной Монголии в плиоцене имеются данные палеонтологии. Вместе с этим в то время имело место проникновение в пределы северной Монголии степных и пустынно-степных элементов из южных областей — центральной и южной Монголии и Средней Азии. К этому периоду М. М. Ильин (1947) относит существование степной фазы развития флоры пустынь Центральной Азии, когда шло формирование таких групп, как ряда *Barbatae* из рода *Stipa,* ряда *Pygmaea* из рода *Caragana,* некоторых групп рода *Poa,* рода *Cymbaria* и др., причем значительную роль в формировании этих самобытных представителей флоры Монголии сыграла именно Котловина Больших Озер северо-западной Монголии. Поэтому Тува, Чуйская степь и Хакассия в значительной степени насыщены монгольскими, монголо-сибирскими и монголо-даурскими элементами. По этой же причине ковыли из ряда *Barbatae*, в частности *Stipa glareosa* и *S. orientalis*, в тувинских и Чуйской степях не случайные гости, а эдификаторы широко распространенных дерновинных злаково-полынных опустыненных степей, как и *Caragana pygmaea* и, наконец, *C. splendens,* являющаяся ее производным в результате длительно существующих аридных условий.

Не отклоняясь от основного вопроса о существовании в плиоцене на территории Монголии обширных степных пространств, проникавших далеко на север, следует указать на утверждение В. В. Ревердатто (1940, 1947а) о плиоценовом возрасте основного ядра «островных» степей Хакассии. Говоря о значительной роли древнего центральноазиатского аридного центра в формировании флоры южной и Средней Сибири, этот автор пишет, что флористическое влияние этого центра, выражающееся в волнах ксерофитов мигрантов, проявилось достаточно интенсивно еще в конце третичного времени, когда уже существовали степи южной Сибири и не было преграждающих ксерическое влияние монгольских пустынь высоких гор.

В этот период, видимо, как степи Хакассии и Западной Сибири, так и степи Тувы и северной Монголии, а также нагорные степи Средней Азии получили основное ядро своих эдификаторов от евразиатского степного центра, также уже существовавшего в конце третичного периода, а в голоцене лишь расширившего пределы своей экспансии далеко на север и в южные широты. В это же время или несколько позже, когда усилилось

влияние пустынных центров Средней и Центральной Азии, в Туву и Чуйскую степь проникли пустынные элементы, вроде *Nanophyton erinaceum* (Pall.) Bge., *Zygophyllum melongena* Bge. и др., имеющие сейчас здесь изолированные местонахождения, хотя для некоторых из них современные условия как будто не соответствуют их природе. Кроме ботанических материалов, подтверждающих существование в плиоцене, наряду с широко развитыми тургайскими хвойно-широколиственными лесами, степных и пустынно-степных группировок, имеются указания почвоведов относительно реликтовых фрагментов почв, образование которых также могло проходить только в условиях аридного климата. Так, например, И. В. Николаев (1934), исследовавший почвы Восточной Сибири, приводит ряд фактов о наличии на этой территории реликтовых почв. Неоднократные указания о развитии лиственичных лесов на черноземах Хакассии и, наконец, сообщение М. В. Кириллова о реликтовом характере серых лесных почв в горном поясе Тувы подтверждают первичный характер степной фазы и вторичную природу залесенности.

В. В. Ревердатто (1940) считает, что к началу четвертичного периода на территории южной Сибири существовала особая сосново-лиственичная лесостепь с довольно широко распространенными степными островами. Эта лесостепь на север простиралась примерно до 55° с. ш.

Видимо, по мере движения на юг, в Даурии и в Туве, а также в юго-восточном Алтае эта лесостепь переходила в степные пространства монгольского типа, которые местами носили пустынный характер, и только по берегам озер и рек произрастали леса. Но эти пустынные степи прерывались значительными пространствами широколиственных лесов. В частности, на современной территории Восточных Саян и, видимо, Восточно-Тувинского нагорья существовали довольно пышные лесные массивы, о чем свидетельствует анализ коллекций из плиоценовых отложений.

На юге тувинско-чуйские степи смыкались с монгольскими, где также существовал озерно-речной ландшафт.

Если принять во внимание, что Тува, как утверждают геологи и географы, все время имела среднегорный рельеф и умеренно теплый и сухой климат, лишь временами становящийся более влажным, чем современный, то становится понятным, почему именно здесь законсервировались третичные пустынно-степные группировки с *Nanophyton erinaceum, Zygophyllum melongena, Hololachne soongorica, Anabasis elatior, A. brevifolia, Haloxylon persicum;* по этим же причинам здесь нашли для себя благоприятные условия аборигены Монголии — ковыли-волосатики, караганы, виды пустынного эндемичного монгольского рода *Asterothamnus* и др., и, наконец, почему здесь, в лесах Тувы, по соседству с пустынными очагами не смогли сохраниться реликты широколиственных третичных лесов.

Конец третичного и начало четвертичного периодов знаменуется прогрессирующим похолоданием — падением термического годового максимума и уменьшением количества осадков, особенно в течение вегетационного периода. Мощные эпейрогенические движения захватили всю обширную территорию Евразиатского материка и привели частично к омоложению древнего пенепленизированного рельефа, а частично к развитию новых обширных горных территорий.

Для Тувинской области эти события сыграли решающую роль. Положение ее на границе с возникшей мощной горной стеной Алтае-Саяно-Хангайской системы сыграло прежде всего исключительно большую роль в том, что этот оформившийся горный барьер окончательно отгородил Туву от бореального пояса Сибири и подчинил дальнейшую эволюцию ее

растительного покрова господствующему влиянию ксерофитных центров Центральной и Средней Азии.

Кроме того, Тува оказалась в непосредственной близости с центром деградации мезофильной третичной флоры и формирования совершенно особого типа растительности, порожденного этой новой обстановкой — «плейстоценового флористического комплекса». Она вошла в состав территории Алтае-Саяно-Даурско-Хангайской горной дуги, но с той разницей, что в Алтайско-Саянской провинции и в Хангае шла прежде всего деградация теплолюбивых лесных мезофильных элементов и становление мезофильных луговых, лугово-болотных и лугово-степных форм. В Туве же, в Чуйской степи юго-восточного Алтая и, видимо, в Даурии непрерывно продолжали существовать условия сухого, хотя уже и холодного климата. Деградация третичной растительности здесь шла в сторону прогрессивной криоксерофилизации. Поэтому «плейстоценовый флористический комплекс» здесь оставил наиболее ксерофилизированную часть своего состава, из которого в дальнейшем выработалась флора нагорных ксерофитов. Такие виды растений, как *Lathyrus Gmelinii, Zygadenus sibiricus, Carex amgunensis, C. macroura* и др., лишь значительно позже, в один из межледниковых периодов, когда поднялся хр. Танну-Ола, проникли на остальную территорию Тувы. В основном же, как показал анализ, бо́льшая часть растений «плейстоценового флористического комплекса» приурочена к северной горной части Тувы, примыкающей к Саянам. Преимущественно в плейстоцене сформировалась горностепная часть тувинской флоры, которая или иммигрировала сюда из соседнего алтайско-саянского центра, или же образование ее шло in situ из древних ксерофилизированных типов чуйско-тувинской флоры (представители — роды *Oxytropis, Astragalus,* возможно *Leucopoa Kreczetoviczii* и др.).

Прогрессирующее похолодание плейстоцена привело к оледенению. Но если в европейской части СССР оно было покровным и имело характер мощного щита, занимавшего значительную территорию и уничтожившего целиком на ней третичную растительность, то в Сибири, особенно в Средней и Восточной, оледенение было не сплошным материковым, а местным горным, хотя эти горные страны южной Сибири и испытывали значительное двух-четырехкратное его проявление.

Несмотря на то, что в момент первого и, возможно, второго оледенения хр. Танну-Ола еще не существовало и, следовательно, Тува не подверглась оледенению (кроме своей северо-восточной части), она испытала сильное влияние его благодаря непосредственной близости к горным странам Алтая и Саян, где это новое, катастрофическое для третичной растительности проявление природы выразилось очень сильно.

Холодный и сухой климат плейстоцена привел к еще большему развитию степных типов растительности, но уже не равнинного, а горного склада и одновременно к возникновению в высоких поясах гор высокогорно-альпийской растительности.

Если степные и пустынные типы растительности Тувы или древние иммигранты, или в известной степени самобытные, то высокогорная растительность на ее территории явление довольно позднего времени.

С поднятием хр. Западный Танну-Ола (и западной части Восточного Танну-Ола), которое произошло после второго максимального или после первого оледенения, Тува испытала два события, сыгравших большую роль в развитии ее растительного покрова. Во-первых, поднявшийся горный барьер изолировал Тувинскую котловину от непосредственного влияния сухих монгольских пустынь, а еще раньше, с возникновением Саян,

она была отгорожена от Хакассии. Во-вторых, этот горный барьер поднялся настолько, что он испытал оледенение,[1] влияние которого, так же как и влияние оледенения в Монгун-Тайгинском районе, не могло не сказаться на окружающей растительности. В эти эпохи плейстоцена Тува испытала усиленное влияние иммигрантов не только из соседних горных стран Алтая и Саян, но и из горных стран Центральной и Средней Азии. К этому времени, видимо, относится проникновение ряда горных эндемов Тянь-Шаня и Памиро-Алая, Джунгарского Алатау и Тарбагатая: *Orchis umbrosa, Carex pycnostachys, Diplachne soongorica*; в эпохи плейстоцена и в голоцене смогли легко проникнуть в Туву и на Алтай *Oxytropis hirsutiuscula, O. trichophysa, O. pauciflora, Berberis heterop*... и др. Все эти иммигранты, пришельцы из разных горных стран, сыграли значительную роль в становлении современного растительного покрова Тувы. Достаточно привести следующие цифровые данные: из 1326 видов флоры Тувы 642 вида (48.4%) азиатские аборигены, а среди этих азиатских видов почти половину, именно 308 видов, составляют горные, горностепные и высокогорные формы.

При анализе высокогорной флоры Тувы обращает на себя внимание бедность ее аркто-горными и аркто-высокогорными видами (всего 83); причем абсолютное господство, естественно, принадлежит здесь голарктическому аркто-высокогорному подтипу (40 видов). Азиатский тип отличается наименьшим количеством видов этой категории. В нем содержится всего лишь 5 видов аркто-горных и 11 видов аркто-высокогорных растений. Это говорит о том, что азиатская флора, сыгравшая основную роль в формировании растительного покрова Тувы, дала ей степную (167 видов), горностепную (113 видов) и высокогорную (120 видов) части своего состава. Особенно большую роль играют горные, в широком смысле слова, виды, включающие 324 вида, т. е. почти четвертую часть всей флоры Тувы.

Все материалы по анализу флоры Тувы, а также анализ физико-географических условий, на фоне которых шло развитие этой флоры, говорят о том, что Тува хотя и является во всех отношениях переходной областью между аридными центрами Средней и Центральной Азии и бореальным центром сибирской флоры, все же ведущими для нее были те условия, которые определяли ход эволюции растительного покрова монгольской флоры, т. е. условия длительно существовавшего континентального аридного режима.

П. А. Никитин (1938) на основании анализа нижнечетвертичных отложений с низовий р. Иртыша приходит к выводу о существовании необычайной устойчивости климата Сибири в течение всего квартера, способствовавшего развитию лугово-болотной растительности с небольшой лишь примесью мелких кустарников и еще меньшей деревьев, с неисчислимым количеством стоячих водоемов и медленно протекавшими протоками при климате несколько более холодном, чем сейчас. Автор вообще считает, что больших климатических колебаний, сколько-нибудь сходных с теми же для Европы, в Сибири за первую половину квартера не было. К концу же ледниковой эпохи и климат и растительность Сибири были близки к современным, но древесная флора тогда еще не сложилась и была представлена кустарниковыми формами.

Мы не располагаем пока какими-либо данными о четвертичной флоре Тувы, но все данные ботанико-географического анализа свидетельствуют

[1] По личному сообщению И. Г. Нордега, следы древнего оледенения обнаружены в значительном количестве на Западном Танну-Ола.

о продолжавшем там существовать, даже в эпохи оледенения, сухого и достаточно теплого климата, не прервавшего общего хода развития ксерофитной флоры. Лишь внедрение элементов «плейстоценового флористического комплекса» с севера и вместе с этим формирование современного горнолесного и высокогорного типов растительности отразили собой ход событий, происходивших в севернее лежащих районах. Эти выходцы бореального пояса нашли себе приют там, где оставались все время существовать условия наибольшего поверхностного и грунтового увлажнения. Оформившиеся же горные барьеры лишь восприняли дальнейшее развитие ксерофитной флоры и поворот ее эволюции в сторону наибольшей ксерофилизации. Однако наиболее активная экспансия лесной растительности могла произойти в фазу наиболее влажного и прохладного климата, возможно в ту единственную эпоху межледниковья, которую испытала данная территория. Вместе с этим в наиболее теплые и сухие эпохи голоцена, главным образом в ксеротермический период, открылась возможность активной инвазии термофильной степной растительности, первоначально развившейся в области древнего Средиземноморья и Центральной Азии.

Постксеротермическое время характеризуется более влажным климатом и вследствие этого облесением территории с преобладанием лиственницы и ели.

Для реконструкции растительного покрова Тувы особенно важное значение имеют мысли И. М. Крашенинникова (1939) о развитии в перигляциальной, а отчасти и в экстрагляциальной зоне ледника «холодной плейстоценовой лесостепи», которую позднее преемственно сменила относительно теплая голоценовая лесостепь. По его мнению, современные условия физико-географической обстановки южной горной Сибири и северной Монголии весьма сходны с условиями этих древних перигляциальных степей, а растительность и по своему составу, и по группировкам, и по характеру ландшафта приближается к «холодной плейстоценовой лесостепи», особенно в области развития лиственичных и сосновых лесов.

Картина развития растительного покрова Средней Сибири с третичного времени освещена В. В. Ревердатто (1940). Он останавливает внимание на характере перигляциальной зоны ледника, которая занимала территорию современных островных степей Средней Сибири. Это была холмистая страна с многочисленными потоками, озерами, болотами в депрессиях и с ксерофитной растительностью на холмах. Очевидно, и на болотах и на холмах было достаточное количество альпийцев. Повидимому, распространены были своеобразные комплексы «болото-степи», с сочетанием ксерофитов, гигрофитов и альпийцев. Среди всех этих фитоценозов разбросаны были уцелевшие рощи деревьев.

В голоцене, по мнению этого автора, Средняя Сибирь пережила три эпохи эволюции климата: эпоху холодного и сухого криоксерического климата, характеризовавшегося широким развитием «холодных степей»; эпоху ксеротермического сухого, но теплого времени, когда максимально расширили свои пределы степные пространства и получили возможность максимальной экспансии на север монгольские пустынно-степные элементы, и, наконец, эпоху, приближающуюся к современной, с более влажным и прохладным климатом, но все же более теплым, чем в ледниковое и криоксерическое время. Эта последняя эпоха вновь характеризуется сокращением степных массивов и развитием лиственичных островных лесов. В современную эпоху вновь намечается прогрессивное усыхание, расшире-

ние степных массивов и сокращение площади лесов, что подтверждается микропалеоботаническими исследованиями.

Таким образом, видимо, основным отличием плейстоценоголоценовой истории Средней Сибири от Западной Сибири и Предуралья являлось то, что первая в значительной степени была подвержена постоянному влиянию сибирского континентального климата, когда сначала в холодной, а затем в теплой плейстоценовой и голоценовой степи, наряду с широким развитием ксерофитов, получили также развитие кустарниковые лугово-болотные группировки с господством гигрофитов. Средняя Сибирь все время на протяжении всего длительного периода своего развития, начиная с плиоцена и кончая современной эпохой, находилась и находится под влиянием таких условий существования, где при всех вариантах изменения климата основным и ведущим оставался фактор сухости.

Исключительно большая роль в составе флоры юга Красноярского края монгольских, монголо-сибирских, монголо-даурских и широко распространенных центральноазиатских видов может быть объяснена только двумя причинами: во-первых, издавна (с плиоцена) существовавшей возможностью миграции южан на север в пределы хакасско-минусинских степей еще до того, как поднялись горные массивы южной Сибири, в частности Саяны, и, во-вторых, наличием определенных существовавших там сходных с Монголией условий, которые способствовали не только сохранению, но и развитию этих иммигрантов. И если И. М. Крашенинников (1939) считает, что современные условия южной горной Сибири и северной Монголии наиболее соответствуют тем условиям, которыми характеризовалась перигляциальная зона, то становится совершенно понятно, что именно эти районы, в частности Хакассия, Кузнецкий Алатау, Саяны и Тува, являются хранилищами не только многочисленных реликтов как гляциальных, так и перигляциальных, но и целых растительных ассоциаций, как, например, «болото-степь», которая является своего рода формационным реликтом, сохранившимся с эпохи плейстоцена.

Подводя итог всему вышеизложенному, можно сказать, что территория Тувы пережила в плейстоцене и голоцене следующие эпохи изменения ее древнего сухого и теплого климата, когда максимально были развиты пустынные степи северной Монголии.

Эпоха холодного и достаточно влажного климата плейстоцена, когда происходило наиболее активное внедрение элементов «плейстоценового флористического комплекса» и развитие характерной «болото-степи», отличающейся слабой эколого-морфологической дифференциацией составляющих ее элементов. Особенно характерным представителем этой «болото-степи» являлся *Ptilagrostis mongolica* (Turcz.) Griseb. — растение, и сейчас обитающее в горных болотно-степных комплексах горной Ангариды. По мере отступания и сокращения ледника вновь наступил сухой, но все еще достаточно холодный период. Если в Средней Сибири он проявился в виде резко выраженной криоксерической эпохи, то в северной Монголии и, в частности, в Туве он был достаточно теплым. В этот период получили наибольшее развитие криоксерофильные формации, в частности высокогорные холодные степи, покрывшие территорию древнего горного оледенения и представляющие и сейчас оригинальное сочетание альпийцев и типичных степняков. К этому времени, видимо, следует отнести формирование *Poa dahurica* Trin., *Festuca albifolia* Reverd., *F. Kryloviana* Reverd., *Bupleurum pusillum* Kryl., ряда видов *Pedicularis, Artemisia depauperata* Krasch. и многих других.

По существу в эту холодную и сухую климатическую фазу, совпавшую с концом плейстоцена, произошло формирование основного ядра горной флоры Тувы и иммиграция в ее пределы криоксерофитной флоры Алтайско-Саянской горной системы и горных стран Средней и Центральной Азии.

Окончательное отступание ледников в горы и сокращение их площади привели к потеплению и наступлению сухого и жаркого ксеротермического климата. К этому времени, видимо, должно быть отнесено молодое видообразование на территории пустынно-степной зоны Тувы и ее горно-степного пояса и вычленение таких пустынно-степных и горностепных видов, как *Leucopoa Kreczetoviczii, Potentilla Porfirii, P. transtuvinica, Allium Krylovii, A. Schischkinii, Statice Iljinii.*

Наконец, последовавший за ксеротермической эпохой период более влажного, но также теплого климата в Туве не мог сыграть заметной роли в расширении мезофильных типов растительности. Если он приостановил в какой-то степени дальнейшее развитие ксерофитных типов, то вряд ли его влияние было настолько сильным, чтобы он мог способствовать миграции дальневосточных широколиственных элементов в пределы Средней Сибири, как это утверждает В. В. Ревердатто (1940). Более правильным является мнение М. М. Ильина, который *Menispermum dahuricum* DC., *Festuca extremiorientalis* Ohwi, *Roegneria brachypodioides* Nevski, *Osmorhiza amurensis* F. Schmidt и *Viola dactyloides* Roem. et Schult. считает во флоре Сибири реликтами широколиственных лесов доледникового времени. Если бы миграция этих растений проходила с востока почти в современную эпоху, то безусловно часть из них была бы найдена в Туве. Однако ни одно из этих растений в Туве не обнаружено. Тем более при современных климатических условиях (охарактеризованных выше) эти виды не могли проникнуть через Восточно-Тувинское нагорье в предшествующую современной эпоху и особенно сейчас, когда вновь наметился сдвиг климатического режима в сторону прогрессивной аридизации и закрепления позиций ксерофитов.

В общем, нам представляется, что история формирования современного растительного покрова Тувы складывается из следующих основных пройденных этапов.

1. Фаза развития древних степных группировок озерной депрессии в условиях среднегорного рельефа третичных широколиственных лесов. Миоцен.

2. Фаза максимального развития пустынных и пустынно-степных типов растительности. Миграция ксерофитов из аридных центров Средней и Центральной Азии. Обмен флорой с Евразиатским степным центром и проявление его наибольшего влияния на формирование настоящих степей северо-западной Монголии, главным образом через «степной коридор» чуйско-тувинско-хакасских степей. Постепенная замена в горных районах третичных широколиственных пород хвойными. Климат теплый и сухой. Плиоцен.

3. Фаза деградации древних лесных третичных типов и формирование горной хвойной тайги современного типа. Относительное сокращение древних пустынных зональных типов растительности и начало развития криоксерофитной флоры горных каменистых степей. Климат холодный и сухой, но более влажный, чем в предыдущую фазу. Начало плейстоцена.

4. Фаза полной деградации третичных широколиственных элементов, вызванной оледенением горных районов. Внедрение частично мезофильной, а главным образом ледниково-степной части «плейстоценового фло-

ристического комплекса» и дальнейшее развитие на базе его криоксерофилизованной флоры горных и высокогорных степей, горных лесов и высокогорно-альпийской флоры. Климат холодный и сухой, но еще достаточно влажный. Середина и конец плейстоцена.

5. Фаза максимального развития «холодных степей» криоксерической эпохи голоцена. Внедрение бореально-лесных сибирских элементов. Климат холодный и сухой. Начало голоцена.

6. Фаза наибольшего развития сухих степей и миграции монгольских флористических элементов на север. Дальнейшая ксерофилизация мезофильно-лесных, горностепных и альпийских ценозов. Сухой и теплый климат ксеротермической эпохи голоцена.

7. Фаза расширения территории лиственичных лесов и горнолуговых ценозов с сохранением господствующего значения ксерофитных ценозов. Климат теплый и влажный, но более сухой, чем в плейстоцене.

8. Фаза современная. Климат теплый и сухой. Дальнейшее развитие степных и пустынно-степных ценозов.

ЛИТЕРАТУРА

Адрианов А. В. (1888). Путешествия на Алтай и за Саяны, совершенные в 1881 г. по поручению ИРГО. Зап. Росс. геогр. общ., т. 9, вып. 2.

Аксарин А. В. (1937). О четвертичных отложениях в Чуйской степи юго-восточного Алтая. Вестн. Зап.-Сиб. геолог. треста, вып. II.

Аксарин А. В. (1938). Чуйский буроугольный район в юго-восточном Алтае. Вестн. Зап.-Сиб. геолог. упр., вып. 4.

Альбицкая М. А. (1946). Проект классификации географических элементов флоры степей юго-восточного Алтая. Изв. Зап.-Сиб. фил. АН СССР, т. I, вып. 1.

Архангельский А. Д., Н. С. Шатский и др. (1937). Краткий очерк геологической структуры и геологической истории СССР. Изд. АН СССР, М.

Баженов И. К. (1934). Очерки по геологии Сибири. Западный Саян. Изд. АН СССР.

Баранов В. И. (1926). Вертикальная зональность растительности в горах юго-восточного Алтая. Всес. Съезд ботаников в Москве.

Баранов В. И. (1928). Нагорные ксерофиты и высокогорная тундра в юго-восточном Алтае. Природа, № 6.

Баранов В. И. (1931). Высокогорная тундра в юго-восточном Алтае. Сб., посв. юбил. Б. А. Келлера. Изд. «Коммуна», Воронеж.

Баранов В. И. (1934). Березы Западной Монголии. Тр. Монгольск. комисс. АН СССР, т. 14, № 14.

Баранов В. И. (1943). Развитие растительных ландшафтов СССР в третичное время. Природа, № 1—2.

Баранов П. А. (1925). К познанию растительности горных каменистых осыпей. Бюлл. САГУ, т. 9, Ташкент.

Бекетов А. Н. (1896). География растений. СПб.

Беляева Е. И. (1937). Материалы к характеристике верхнетретичной фауны млекопитающих северо-западной Монголии. Тр. Монгольск. комисс. АН СССР, № 33.

Беляева Е. И. (1946). О находке остатков мамонта в Ферганской долине. Бюлл. Комисс. по изуч. четвертичн. периода, № 8.

Благовещенский Г. А. (1940). История межледниковых лесов средней полосы Европейской части СССР. Тр. Инст. геогр. АН СССР, вып. 36.

Бобров Е. Г. (1946). Об азиатских видах рода *Nitraria* L. Сов. бот., № 1.

Борисова А. Г. (1945). Гюльденштедтия — *Guldenstaedtia*. Фл. СССР, т. XI, изд. АН СССР.

Борисова А. Г. (1946). Астрагал — *Astragalus*. Фл. СССР, т. XII, изд. АН СССР.

Борисова А. Г. (1949). Парнолистник — *Zygophyllum*. Фл. СССР, т. XIV, изд. АН СССР.

Бубличенко Н. Л. (1939). Происхождение Телецкого озера. Вестн. Зап.-Сиб. геолог. упр., вып. 3.

Булавкина А. А (1937). Водосбор — *Aquilegia*. Фл. СССР, т. VII, изд. АН СССР.

Васильев Д. А. (1949). Геология и полезные ископаемые Тувинской депрессии. Уч. зап. Томск. Гос. унив., № 3.

Васильченко И. Т. (1939). Хориспора — *Chorispora*. Фл. СССР, т. VIII, изд. АН СССР.

Васильченко И. Т. (1948). Род *Oxytropis*. Фл. СССР. т. XIII, изд. АН СССР.

Введенский А. И. (1935). Лук — *Allium*. Фл. СССР, т. IV, изд. АН СССР.

Вологдин А. Г. (1934). О возрасте нижнепалеозойских свит Западного Саяна. Вестн. Зап.-Сиб. геол.-гидро-геодез. треста, № 4.

Ворошилов В. Н. (1943). Новые виды аконита флоры СССР. Бот. журн., т. XXVIII.

Ворошилов В. Н. (1945). Заметки по систематике видов аконита флоры СССР. Бот. журн., т. XXX, № 3.

Вульф Е. В. (1937). К вопросу о реликтовой флоре. Сов. бот., № 2.

Вульф Е. В. (1939). Очерк истории флоры Восточной Азии. Изв. Всес. Геогр. общ., т. 71, вып. 10.

Вульф Е. В. (1941а). Понятие о реликте в ботанической географии. Мат. по ист. флоры и раст. СССР, вып. I.

Вульф Е. В. (1941б). Понятие «элемент флоры» в ботанической географии. Изв. Всес. Геогр. общ., т. 73, № 2.

Вульф Е. В. (1944). История флор земного шара. Изд. АН СССР, М.—Л.

Гаммерман А. Ф. (1932). Остатки угля из очажных слоев Афонтовой горы. Тр. Комисс. по изуч. четвертичн. периода, № 1.

Герасимов И. П. (1940). Основные вопросы географии почв Западной Сибири. Пробл. сов. почвовед., сб. II, М.

Герасимов И. П. и К. К. Марков (1939). Ледниковый период на территории СССР. Тр. Инст. геогр. АН СССР, вып. 33.

Герасимов И. П. и К. К. Марков (1941). Развитие ландшафтов СССР в ледниковый период. Изд. АН СССР, М.—Л.

Гончаров Н. Ф. (1944). Астрагалы СССР. (Опыт систематического и флористического анализа одной из наиболее полиморфных растительных групп). Сов. бот., № 6.

Гончаров Н. Ф. и П. Н. Овчинников (1935—1936). Основные черты растительности Памиро-Алая. Сов. бот., № 6, 1935; № 1, 1936.

Гричук В. П. (1949). К познанию процесса формирования широколиственных лесов Восточноевропейской равнины в четвертичном периоде. Вопр. геогр., № 12, Географгиз, М.

Громов В. И. (1932). Геология и фауна палеолитической стоянки Афонтовой горы. Тр. Комисс. по изуч. четвертичн. периода, № 1.

Громов В. И. (1940). Основные этапы развития четвертичной фауны СССР. Тр. Инст. геогр. АН СССР, вып. 36.

Громов В. И. и Г. Ф. Мирчинк (1937). Четвертичный период и его фауна. Жив. мир СССР, т. I, изд. АН СССР.

Гроссгейм А. А. (1936). Анализ флоры Кавказа. Баку.

Грубов В. И. и А. А. Юнатов (1952). Основные особенности флоры Монгольской Народной Республики в связи с ее районированием. Бот. журн., т. XXXVII.

Грум-Гржимайло Г. Е. (1914). Западная Монголия и Урянхайский край. Тт. I, II, III, Пгр.

Домбровский Б. С. (1926). Предварительный отчет о геологических исследованиях в Монгольской Народной Республике в 1925 г., ч. I. Исследования в нагорных районах Монголии, Изд. Учен. комисс. МНР, Владивосток.

Думитрашко Н. В. (1940). О древности рельефа юга Восточной Сибири. Изв. АН СССР, № 5.

Думитрашко Н. В. (1948а). Молодость и древность рельефа юго-восточной Сибири. Тр. Инст. геогр. АН СССР, вып. 39.

Думитрашко Н. В. (1948б). Основные вопросы геоморфологии и палеогеографии байкальской горной страны. Тр. Инст. геогр. АН СССР, вып. 42.

Думитрашко Н. В., Л. Г. Каманин (1946). Палеогеография Средней Сибири и Прибайкалья. Тр. Инст. геогр. АН СССР, вып. 37.

Дылис Н. В. (1947). Сибирская лиственница. М.

Журавлева А. А. (1936). Ископаемые диатомовые Тункинской котловины. Палеобот. сб. Тр. Нефт. геол.-разв. инст., т. 76, вып. 3.

Зайцев Н. С. (1901). Петрографический материал, собранный П. Н. Крыловым в 1892 г. на Саянах и Урянхайской земле. Зап. Русск. геогр. общ. по общ. геогр., т. 34, вып. 2.
Иванов А. Х. (1949). Об оледенениях северо-восточной части Монгольского Алтая. Тр. Монгольск. комисс. АН СССР, вып. 38.
Ильин М. М. (1936а). К систематике рода *Sueda* Forsk. и трибы *Suedeae* Rehb. Сов. бот., № 5.
Ильин М. М. (1936б). Маревые — *Chenopodiaceae*. Фл. СССР, т. VI, изд. АН СССР.
Ильин М. М. (1937). К происхождению флоры пустынь Средней Азии. Сов. бот., № 6.
Ильин М. М. (1941). Третичные реликтовые элементы в таежной флоре Сибири и их возможное происхождение. Мат. по ист. флоры и раст. СССР, вып. I.
Ильин М. М. (1946а). Значение работ академика В. Л. Комарова для познания истории флоры и растительности СССР. Мат. по ист. флоры и раст. СССР, вып. II.
Ильин М. М. (1946б). Некоторые итоги изучения флоры пустынь Средней Азии. Мат. по ист. флоры и раст. СССР, вып. II.
Ильин М. М. (1947). Флоры литоралей и пустынь в их взаимосвязи. Сов. бот., № 5.
Ильин М. М. (1949). Флора пустынь Центральной Азии, ее происхождение и этапы развития. Тез. докл. III конфер. по ист. флоры и растит. СССР. Бот. журн., т. XXXIV, № 1.
Казимирский С. В. (1944). Климат Тувинской народной республики. Под знаменем Ленина—Сталина, т. 4, Кызыл.
Калецкая М. С. (1948). Развитие рельефа северо-восточного Алтая. Тр. Инст. геогр., вып. 39.
Калинина А. В. (1948). Растительность Чуйской степи на Алтае. Тр. БИН АН СССР, сер. 3, геобот., вып. 5.
Караваев М. Н. (1948а). О реликтовых местообитаниях *Caragana jubata* Poir. на севере Якутии, в низовьях р. Лены. Бот. журн., т. XXXIII, № 5.
Караваев М. Н. (1948б). Основные моменты развития растительного покрова центральной Якутии с середины третичного периода. Докл. науч. сессии Якутской базы АН СССР. Госиздат Якутской АССР, Якутск.
Клеменц Д. А. (1897). О ледниках Монголии. Сообщ. в обществ. собр. членов Троицко-Савск. отд. Русск. геогр. общ., № 2, IV, 1896. Троицкосавск.
Клеопов Ю. Д. (1941). Основные черты развития флоры широколиственных лесов Европейской части СССР. Мат. по ист. флоры и раст. СССР, вып. I.
Козлов П. К. (1906). По Монголии до границ Тибета, т. I, кн. 1, СПб.
Козлов П. К. (1923). Монголия и Амдо и мертвый город Харахото. М.—Л.
Козлов П. К. (1947). Монголия и Кам. Географгиз.
Колосов А. В. (1939). Фауна млекопитающих Алтая и смежной области Монголии в связи с некоторыми проблемами зоогеографии. Зоол. журн., т. XVIII, кн. 2.
Комаров В. Л. (1905). Поездка в Тункинский край и на оз. Косогол в 1902 г. Изв. Русск. геогр. общ., т. 41, вып. 1—2.
Комаров В. Л. (1908). Введение к флорам Китая и Монголии. Монография рода *Caragana*. Acta Horti Petropolitani, т. 29, вып. II.
Коржинский С. И. (1894). Следы древней растительности на Урале. Изв. Акад. Наук, сер. 5, т. I.
Коровин Е. П. (1935). Очерки по истории развития растительности Средней Азии. Бюлл. САГУ, т. 4, вып. 20, Ташкент.
Краснов А. Н. (1888). Опыт истории развития флоры южной части Восточного Тянь-Шаня. СПб.
Крашенинников И. М. (1921). К систематике рода *Artemisia*. Естественные циклы рас и видов секции *Seriphidium* русского Туркестана. Бот. мат. Герб. Гл. бот. сада, II.
Крашенинников И. М. (1923). Киргизские степи, как объект для ботанико-географического анализа и синтеза. Изв. Гл. бот. сада, т. 22, вып. 1, Пгр.
Крашенинников И. М. (1937). Анализ реликтовой флоры южного Урала в связи с историей растительности плейстоцена. Сов. бот., № 4.
Крашенинников И. М. (1939). Основные пути развития растительности южного Урала в связи с палеогеографией северной Евразии в плейстоцене и голоцене. Сов. бот., № 6—7.
Крашенинников И. М. (1943). Древнеангарские и древнеберингийские элементы рода *Artemisia* в советской Арктике. Сов. бот., № 4.
Крашенинников И. М. (1946). Опыт филогенетического анализа некоторых евразиатских групп рода *Artemisia* L. в связи с особенностями палеогеографии Евразии. Мат. по ист. флоры и раст. СССР, вып. II.

Крашенинников И. М., Л. Н. Тюлина (1949). К систематике, экологии и ценологии некоторых видов р. *Artemisia* флоры Алтая. Бот. журн., т. XXXIV, № 4.
Кречетович В. И. (1935). Осока *Carex* L. Фл. СССР, т. III, изд. АН СССР.
Криштофович А. Н. (1928). Водяной орех *Trapa borealis* Heer из третичных отложений Тункинской долины в Саяне. Вестн. Геолог. ком., т. 14, № 9—10.
Криштофович А. Н. (1930). Основные черты развития третичной флоры Азии. Изв. Гл. бот. сада, т. 29, вып. 3—4.
Криштофович А. Н. (1932). Новые данные к вопросу о третичной и меловой флоре Арало-Каспийского края и ее отношение к ископаемой флоре Северной Азии. Изв. Всес. Геол. объед., т. 51, вып. 56, Л.
Криштофович А. Н. (1936). Развитие ботанико-географич. провинций Северного полушария с конца мелового периода. Сов. бот., № 3.
Криштофович А. Н. (1938). Миоценовая флора Украины и ее связь через Урал с третичной флорой Азии. Отд. оттиск из Сборника памяти акад. А. В. Фомина, Изд. АН УССР. Киев.
Криштофович А. Н. (1939). Байкальские или континентальные мезозойские отложения СССР. Тр. Межд. геолог. конгр. 1937 г., т. I.
Криштофович А. Н. (1941). Материалы к третичной и верхнемеловой флоре Средней Азии. Бот. журн., т. XXVI, № 2—3.
Криштофович А. Н. (1946а). К истории третичного периода Дальнего Востока. Матер. Всес. Н.-и. геолог. инст., сб. 7.
Криштофович А. Н. (1946б). Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы. Мат. по ист. флоры и раст. СССР, вып. II.
Крылов П. Н. (1893). Путешествие в Урянхайскую землю в 1892 г. Изв. Русск. геогр. общ., т. 29, СПб.
Крылов П. Н. (1903). Путевые заметки об Урянхайской земле. Зап. Русск. геогр. общ., т. 34, № 2.
Крылов П. Н. (1905). Эндемизм алтайской флоры. Томск.
Крылов П. Н. (1927—1949). Флора Западной Сибири, т. I—XI. Томск.
Крылов П. Н. (1931). Фито-статистический очерк альпийской области Алтая. Изв. Томск. отд. Гос. Русск. бот. общ., т. III, № 1—2, Томск.
Кузнецов В. А. (1946а). Материалы по геологическим исследованиям, проведенным в центральной части Тувы в хребте Танну-Ола в 1945 г. Изд. Зап.-Сиб. фил. АН СССР, Новосибирск.
Кузнецов В. А. (1946б). Новые данные о геологическом строении Тувы. Изв. АН СССР, сер. геолог., № 5.
Кузнецов В. А. (1948). Тектоника Западной Тувы на стыке с горным Алтаем. Изв. АН СССР, сер. геолог., № 1.
Кузнецов В. А. (1949). Схема тектоники Тувы и положение ее в структуре Алтае-Саянской горной системы. Докл. АН СССР, т. XIV, № 4.
Кузьмин А. М. (1929). Материалы к расчленению ледникового периода в Кузнецко-Алтайской области. Изв. Зап.-Сиб. отд. Геолог. ком., т. 8, вып. 3, Томск.
Лавренко Е. М. (1930). Лесные реликтовые (третичные) центры между Карпатами и Алтаем. Журн. Русск. бот. общ., т. 15, № 4.
Лавренко Е. М. (1938). История флоры и растительности СССР по данным современного распределения растений. Растительность СССР, т. I. Изд. АН СССР.
Лавренко Е. М. (1940). Степи СССР. Растительность СССР, т. II. Изд. АН СССР.
Лавренко Е. М. (1942а). О провинциальном расчленении Евразиатской степной области. Бот. журн., т. XXVII, № 6.
Лавренко Е. М. (1942б). О флорогенетических элементах и центрах развития флоры Евразийской степной области. Сов. бот., № 1—3.
Лавренко Е. М. (1946). Основные черты развития флоры и растительности севера Евразии (палеарктика) в четвертичное время. Пробл. палеогеогр. четвертичн. периода. Изд. АН СССР.
Лавренко Е. М. (1947). Евразиатская степная область. Геобот. районирование СССР. Изд. АН СССР.
Лебедева З. А. (1937). Основные черты геологии Тувы. Изд. АН СССР, М—Л.
Левенко А. И. (1950). Основные черты геологической истории Тувы. Докл. АН СССР, т. XXV, № 2.
Литвинов Д. И. (1891). Геоботанические заметки о флоре Европейской России. М.
Литвинов Д. И. (1902). О реликтовом характере каменистых склонов в Европейской России. Тр. Бот. музея АН, т. I.
Литвинов Д. И. (1916). Заметки о растениях русской флоры. Тр. Бот. музея Ак., наук, вып. XV, Пгр.

Литвинов Д. И. (1927). О некоторых ботанико-географических соотношениях в нашей флоре. Л.
Личков Б. Л. (1928). Новые данные о первичном и новом поднятии Азии. Природа, № 5.
Лурье М. Л., С. В. Обручев (1948). Геологические исследования в северо-восточной Туве в 1945 и 1946 г. Изв. АН СССР, сер. геолог., № 4.
Максимович К. И. (1889). Перечень растений Монголии и прилегающей части Китайского Туркестана. Научн. результаты путешествия Пржевальского по Вост. Азии, т. II, кн. 1.
Малеев В.П. (1941). Третичные реликты во флоре Западного Кавказа и основные этапы четвертичной истории его флоры и растительности. Мат. по ист. флоры и раст. СССР, вып. I.
Маслов В.П. (1948). Происхождение и возраст хребта Танну-Ола и Убсанурской котловины (южная Тува). Землеведение, т. II, М.
Молчанов И. А. (1918). Материалы к вопросу о древнем оледенении северо-восточной Монголии. Изв. Русск. геогр. общ., т. 54, вып. 1.
Москвитин А. С. (1946). Алтайские ледоемы. Изв. АН СССР, сер. геолог., № 5.
Мурзаев Э. М. (1947). О самом северном проникновении сухих пустынь. Изв. АН СССР, сер. геогр., т. XI, № 6.
Мурзаев Э. М. (1948а). Географические исследования в МНР. Изд. АН СССР, М.—Л.
Мурзаев Э. М. (1948б). Котловина Больших Озер в Западной Монголии и происхождение ее ландшафтов. Тр. II Всес. геогр. съезда, т. I, Географгиз, М.
Мурзаев Э. М. (1948в). К физико-географическому районированию Монгольской Народной Республики. Пробл. физ. геогр., т. 13, изд. Инст. геогр. АН СССР.
Мурзаев Э. М. (1949). К палеогеографии северной Гоби. Тр. Монгольск. комисс. АН СССР, вып. 38.
Мурзаев Э. М. (1952). Монгольская Народная Республика. Географгиз, Л.
Нагорский М. П. (1937). Материалы к геологии четвертичных отложений центральной части Красноярского района. Вестн. Зап.-Сиб. геолог. треста, Новосибирск.
Наливкин Д. В. (1928). Пелеогеография Средней Азии в кайнозойскую эру. Изв. Геолог. ком., т. 44, № 2.
Невский С. А. (1937). Материалы к флоре Кугитанга и его предгорий. Флора и системат. высш. раст., сер. I, т. 4, Тр. БИН АН СССР.
Нейбург М. Ф. (1926). Предварительный отчет о командировке в северо-западную Монголию в 1924 г. Тр. геолог. и минералог. музея АН СССР, т. V, вып. 6, Л.
Нейбург М. Ф. (1928а). Ашутасская экспедиция АН СССР.
Нейбург М. Ф. (1928б). О материалах Ашутасской экспедиции Геологического музея АН СССР. Докл. АН СССР, сер. А.
Нейбург М. Ф. (1929). Геологические исследования в районе хребта Батыр Хаиркан (сев.-зап. Монголия) в 1926 г. Мат. комисс. по иссл. Монгольск. и Тувинск. народн. республик, вып. 7, Л.
Нейбург М. Ф. (1936). К стратиграфии и возрасту угленосных отложений Танну-Тувинской народной республики. Тр. Геолог. инст. АН СССР, т. V.
Нехорошев В. П. (1931а). Геология Западной Сибири по новейшим данным. М.
Нехорошев В. П. (1931б). Древнее оледенение Алтая. Тр. Комисс. по изуч. четвертичн. периода, № 1.
Нехорошев В. П. (1933). Находка верхнесилурийских мшанок в Танну-Туве Информ. н.-техн. бюлл. ЦНИГРИ, № 5—6.
Нехорошев В. П. (1939). Четвертичные тектонические движения на Алтае. Тр. Сов. секции Межд. ассоц. по изуч. четвертичн. периода, кн. I, вып. 14.
Никитин П. А. (1935). Кассожские флоры Западной Сибири. Тр. Биол. н.-иссл. инст. Томск. Гос. унив., т. I, Томск.
Никитин П. А. (1938). Четвертичные семенные флоры у низовьев р. Иртыша. Изв. Томск. Гос. унив., Томск.
Никитин П. А. (1940). Четвертичные семенные флоры берегов р. Оби. Мат. по геологии Сибири, Новосибирск.
Николаев И. В. (1934). Почвы Восточно-Сибирского края. Иркутск.
Обручев В. А. (1895). Орография Центральной Азии и ее юго-восточной окраины. Изв. Русск. геогр. общ., т. 31, вып. 3.
Обручев В. А. (1915). Алтайские этюды. Заметки о следах древнего оледенения в Русском Алтае.
Обручев В. А. (1922). Юные движения на древнем темени Азии. Природа, № 8—9.
Обручев В. А. (1926). Новые течения в тектонике. Изв. Геолог. ком., т. 3.

Обручев В. А. (1931). Признаки ледникового периода в Северной и Центральной Азии. Бюлл. Комисс. по изуч. четвертичн. периода, № 3.
Обручев В. А. (1936а). Геология Сибири. Изд. АН СССР, М.
Обручев В. А. (1936б). Молодость рельефа Сибири. Сб., посв. акад. В. И. Вернадскому, Изд. АН СССР.
Обручев В. А. (1947а). Восточная Монголия. Изд. АН СССР, М.—Л.
Обручев В. А. (1947б). Впадины Центральной Азии и их научные сокровища, ожидающие изучения. Изв. АН СССР, сер. геолог., № 5.
Обручев В. А. (1947в). Роль и значение молодых глыбовых движений в создании рельефа месторождений редких металлов Сибири. Юбил. сб., посв. 30-летию Великой Окт. соц. рев., т. II, Изд. АН СССР.
Обручев В. А. (1948). Основные черты кинематики и пластики неотектоники. Изв. АН СССР, т. 5.
Обручев С. В. (1946а). Орография и геоморфология восточной половины Восточного Саяна. Изв. Всес. Геогр. общ., № 5—6.
Обручев С. В. (1946б). Развитие рельефа Восточного Саяна. Тр. Инст. геогр. АН СССР, вып. 37.
Обручев С. В. (1949). Тектоника западной части Саяно-Байкальской каледонской складчатой зоны. Докл. АН СССР, № 5.
Овчинников П. Н. (1940). К истории растительности юга Средней Азии. Сов. бот., № 3.
Ошурков В. А. (1905). Отчет о поездке, совершенной летом 1902 г. в Западные Саяны и западную часть хребта Танну-Ола. Зап. Красноярск. подотд. Вост.-Сиб. отдела Русск. геогр. общ., т. I, вып. 1, СПб.
Павлов Н. В. (1929). Введение в растительный покров Хангайской горной страны. В кн.: Предварительный отчет бот. экспедиции в Северную Монголию за 1926 г., вып. I, Л.
Павлов Н. В., С. Ю. Липшиц (1934). Эскиз флористических элементов Сыр-Дарьинского Каратау. Сов. бот., № 1.
Палибин И. В. (1902). Материалы для флоры северной Монголии. I. Ботанико-географические данные о флоре северного склона хр. Хандагай, долина р. Бакулея. Иркутск. Изд. Троицкосавск. отд. Приамурск. отд. Русск. геогр. общ.
Палибин И. В. (1903). Материалы для флоры северной Монголии. Ботанические экскурсии на р. Иро. Тр. Троицкосавск. отд. Русск. геогр. общ., т. VI, кн. 1.
Палибин И. В. (1905). Материалы для флоры северной Монголии. Ботанические исследования между р. Джибой и берегом оз. Косогол. Тр. Троицкосавск. отд. Русск. геогр. общ., т. VIII, кн. 3.
Палибин И. В. (1906). Материалы для флоры северной Монголии. Ботанические экскурсии на р. Хара-гол. Тр. Троицкосавск. отд. Русск. геогр. общ., т. IX, кн. 2.
(Палибин И. В.) Palibin I. W. (1906). Fossile Pflanzen aus den Kohlenlagern von Fuschun in der südlichen Mandshurei. Зап. Минерал. общ., сер. 2, ч. XIV, вып. 1.
Палибин И. В. (1933). К изучению ископаемой флоры Ашутаса. Тр. БИН АН СССР, т. I, кн. 1.
Палибин И. В. (1935). Этапы развития флоры прикаспийских стран со времени мелового периода. Сов. бот., № 3.
Палибин И. В. (1936). Третичная флора юго-восточного побережья Байкала и Тункинской котловины. Тр. Нефт. геол.-разв. инст., вып. 76, М.
Палибин И. В. (1946). Новые данные о третичной и послетретичной флоре районов низовьев р. Лены. Мат. по ист. флоры и раст. СССР, вып. II.
Пачоский И. К. (1910). Основные черты развития флоры юго-западной России, Херсон.
Петров Б. Ф. (1948). Ландшафты и почвы центральной части Восточных Саян. Землеведение, т. II (XII).
Победимова Е. Г. (1933). Рекогносцировочные ботанические исследования в юго-восточной Монголии. Тр. Монгольск. комисс. АН СССР, № 9.
Полынов Б. Б., И. М. Крашенинников (1926). Физико-географические и почвенно-ботанические исследования в области бассейна р. Убер-Джарганланты и верховьев Ара-Джарганланты. Сб. «Северная Монголия», предварит. отчеты АН СССР.
Попов М. Г. (1926). К познанию подрода *Phlomidopsis* Buth. в Средней Азии. Оттиск из Бюлл. САГУ, № 13, Ташкент.
Попов М. Г. (1927). Основные черты истории развития флоры Средней Азии. Бюлл. САГУ, вып. 15, Ташкент.
Попов М. Г. (1949). Очерк растительности и флоры Карпат. Изд. Моск. общ. испыт. прир. М.

Потанин Г. Н. (1881—1888). Очерки северо-западной Монголии. Результаты путешествия, исполненного в 1879—1880 гг., т. I—III.
Потанин Г. Н. (1893). Тангутско-тибетская окраина Китая в Центральной Монголии, т. I—II. СПб.
Пояркова А. И. (1945). Карагана — *Caragana* L. Фл. СССР, т. XI, изд. АН СССР.
Пржевальский Н. М. (1875—1876). Монголия и страна тангутов, т. I—II. СПб.
Рагозин Л. А. (1945). Материалы к четвертичной истории центрального Алтая. Вопросы геологии Сибири, т. I, изд. АН СССР.
Ревердатто В. В. (1934). Ледниковые реликты во флоре Хакасских степей. Тр. Томск. Гос. унив., т. 86, Томск.
Ревердатто В. В. (1940). Основные моменты развития послетретичной флоры средней Сибири. Сов. бот., № 2.
Ревердатто В. В. (1947а). О флористическом составе некоторых ассоциаций Хакасских степей. Изв. Зап.-Сиб. фил. АН СССР, т. II, вып. 1.
Ревердатто В. В. (1947б). Флорогенетические этюды о сибирских злаках. Бот журн., т. XXXII. № 6.
Сапожников В. В. (1911). Монгольский Алтай в истоках Иртыша и Кобдо. Путешествие в 1905—1909 гг. Изв. Томск. унив., Томск.
Соболевская К. А. (1941). Реликтовые ассоциации ледниковой эпохи в Хакассии Изв. Всес. Геогр. общ., т. 73, вып. 3.
Соболевская К. А. (1946). К вопросу о реликтовой флоре восточных склонов Кузнецкого Алатау и Хакасских степей. Изв. Зап.-Сиб. фил. АН СССР, сер. биолог., т. I, вып. 2.
Соболевская К. А. (1947а). К материалам по флоре Тувинской области. Изв Зап.-Сиб. фил. АН СССР, сер. биолог., т. II, вып. 1.
Соболевская К. А. (1947б). О флористическом соотношении степей Тувинской области. Изв. Зап.-Сиб. фил. АН СССР, сер. биолог., т. II, вып. 1.
Соболевская К. А. (1948). Основные черты растительности юго-восточной Тувы. Изв. Всес. Геогр. общ., № 5.
Соболевская К. А. (1949а). Новые луки из Тувинской автономной области. Системат. зам. по мат. Гербария им. П. Н. Крылова, т. II, вып. 1.
Соболевская К. А. (1949б). О некоторых флорогенетических отношениях осок Средней Азии. Изв. Зап.-Сиб. фил. АН СССР, т. III, вып. 1.
Соболевская К. А. (1950). Растительность Тувы. Изд. Зап.-Сиб. фил. АН СССР. Новосибирск.
Сочава В. Б. (1945). Фрагменты горной степи на Среднем Урале. Сов. бот., № 3.
Сперанский Б. А. (1937). Основные моменты кайнозойской истории юго-восточного Алтая. Вестн. Зап.-Сиб. геолог. треста, № 5, Новосибирск.
Страхов Н. А. (1937). Историческая геология. ОНТИ, М.
Сукачев В. Н. (1938). История растительности СССР во время плейстоцена. Растительность СССР, т. I, изд. АН СССР.
Сушкин П. П. (1938). Птицы советского Алтая и прилежащих частей северо-западной Монголии, тт. I, II. М.—Л.
Танфильев Г. И. (1896). Доисторические степи Европейской России. Землеведение, № 12.
Тихомиров Б. А. (1948). Основные черты четвертичной истории растительного покрова советской Арктики. Бот. журн., т. XXIX, № 2—3.
Толмачев А. И. (1948). Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов северного полушария. Бот. журн., т. XXXIII, № 2.
Толмачев А. И. (1954). К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. Изд. АН СССР, М.—Л.
Тронов Б. В. (1924). Современное оледенение Алтая. Изв. Русск. геогр. общ., вып. 2.
Тугаринов А. Я. (1929). Северная Монголия и птицы этой страны. Мат. комисс. по исследов. Монгольск. и Танну-Тувинск. народн. республик и БМ АССР, вып. 3, Л.
Усов М. А. (1936). Фазы и циклы тектогенеза Зап.-Сиб. края. Томск.
Флора СССР, т. II, 1934; т. VII, 1937; т. XIII, 1948.
Чураков А. Н. (1935). История геологического развития южной части Средней Сибири от середины протерозойской эры до наших дней. Очерки по геол. Сибири. Изд. АН СССР, М.—Л.
Шейнманн Ю. М. (1937). О характере движений, создавших современный рельеф Азии. Пробл. сов. геол., № 3.
Шелудякова В. А. (1948). Растительность северо-востока Якутии. Докл. на I Научн. сесс. Якутск. базы АН СССР, Якутск.
Шишкин Б. К. (1909). Материалы к флоре Урянхайской земли. Томск.

Шишкин Б. К. (1914). Очерки Урянхайского края. Изд. Томск. унив., Томск.
Щукина Е. Н. (1938). Четвертичные отложения и история развития долин р. Чуи и р. Катуни в Горном Алтае. СОПС АН СССР, М.—Л.
Юнатов А. А. (1950). Основные черты растительного покрова МНР. Изд. АН СССР, М.—Л.
Янушевич А. И. (1948). О происхождении степной фауны Тувинской области. Изв. Всес. Геогр. общ., № 6.

Bunge A. (1869). Generis Astragalus et Oxytropis species gerontogaeae. St.-Petersbourg.
Carruters D. (1913). Unknown Mongolia. A record of travel and explotations on Russ. Chinese borderlands, № 2, London.
Chaney R. W. (1935). The Kucha Flora in relation to the physical conditions in Central Asia during the late Tetriary. Geogr. ann. Sven, Hedin.
Chaney R. W. and Hsen Hsu Hu (1940). A miocen flora from Shentung. China, Carnegie Inst. Wash. Publ. 507.
Hausen H. (1935). Geological Outlines of Uriankhai of the Tannu-Tuva Republik Geogr. ann., Arg. XVII, Hyllningskrift till. Sven Hedin, Stockholm.
Printz H. (1927). The vegetation of the Sibirian Mongolian frontiers (The sajansk region). Published by det kongelige Norgke videnskabers selskab.
Prise M. B. and N. D. Simpson (1912—1913). An. Account of the Plants collected by Mr. M. B. Prise of the Corruters Miller Prise Exped, tbr. N. W. Mong. and Chin. Dzung. in 1910. Journ. Linn. soc. bot., vol. XLI, London.
Schmalhausen J. (1887). Über tertiäre Pflanzen aus dem Thale des Flüsses Buchtorma am Fusse des Altaigebirges. Paleontographica, Bd. XXXIII, Stuttgart.
Suess E. (1888—1909). Das Antlitz der Erde. Bd. 1—3. Prag, Wien, Leipzig.
Walker E. H. (1941). Plants collected by R. C. Chingin Southern Mongolia and Kansu prov. China. Contrib. from the United Stat. Nat. Herbarium, vol. 28.

Новосибирск
Западно-Сибирский филиал АН СССР

А. И. ТОЛМАЧЕВ

О ПРОИСХОЖДЕНИИ НЕКОТОРЫХ ОСНОВНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ВЫСОКОГОРНЫХ ФЛОР СЕВЕРНОГО ПОЛУШАРИЯ

ВВЕДЕНИЕ

Своеобразие состава высокогорных флор, их часто весьма глубокое несходство с флорами окружающих невысокогорных пространств — факт общеизвестный. И с ним в значительной мере связан тот повышенный интерес к изучению высокогорных флор, который издавна проявляли многие выдающиеся исследователи растительного мира. Другой существенной особенностью их, не в меньшей степени возбуждавшей интерес исследователей, является наличие очевидных черт сходства между флорами различных, порою значительно удаленных друг от друга высокогорных областей. Сходство это настолько резко бросается в глаза, что впечатление о родственности друг другу высокогорных флор разных стран нередко затемняет связи каждой из них с флорами той страны, в пределах которой расположены соответствующие горы. Наконец, третьей важной чертой высокогорных флор, в частности ранее других подвергшейся детальному освещению флоры Альп, является наличие тесных флористических связей между горами умеренного пояса и Арктикой, находящих свое выражение в широко известных фактах прерывистого аркто-альпийского распространения.

Проблема происхождения высокогорных флор, их исторических связей друг с другом и аркто-альпийских связей является одной из центральных проблем исторической фитогеографии и, несомненно, заслуживает того внимания, которое уделялось ее разработке. Определенные стороны этой проблемы в настоящее время выяснены достаточно полно, но решения многих других вопросов, отчасти не менее важных, до сих пор отсутствуют или намечены лишь в форме гипотез, в большей или меньшей степени спорных. Труды Ч. Дарвина (Darwin, 1859, и др.), Е. Форбса (Forbes, 1847), О. Геера (Heer, 1884), впервые поставившие проблемы аркто-альпийских связей и генезиса высокогорных флор, дали, если можно так сказать, генеральные схемы решения этих сложных и многообразных по своему внутреннему содержанию проблем. По самой постановке вопросов названными авторами, труды их были призваны давать лишь приближенные решения, показывая преимущественно, в каком плане должны быть решаемы вопросы, более узкие и конкретные по своему содержанию. На большее, по условиям того времени, эти ранние работы и не могли претендовать. И это мы обязаны учитывать, обсуждая как общие линии определенных концепций, так и те конкретные предположения, которые высказывались их авторами.

Так, например, мы и сегодня уверенно поддерживаем тезисы Дарвина о том, что аркто-альпийское распространение растений является вырази-

телем исторических (миграционных) связей между Арктикой и высокогорными областями и что связи эти осуществлялись в определенной зависимости от плейстоценовых оледенений. Но это не мешает нам придерживаться других, весьма отличных от дарвиновских, конкретных представлений о характере и формах аркто-альпийских связей, как и о формах воздействия четвертичных оледенений на их осуществление и вообще на ход истории развития растительного мира.

Позднейшие исследования не только неизмеримо расширили круг фактических знаний о высокогорных флорах (особенно внеевропейских), но внесли много нового и в освещение истории их происхождения и развития. Наиболее определенные результаты были достигнуты исследованиями двоякого рода: с одной стороны, углубленной разработкой вопросов истории развития флор отдельных высокогорных областей (прежде всего Альп), с другой — монографическим исследованием отдельных родов, играющих выдающуюся роль в образовании высокогорных флор северного полушария. Преимуществом исследований обоих этих типов является детальность изучения фактического материала, относящегося к избранному частному объекту, и тщательное обоснование специальных выводов, делаемых в итоге исследования. Напротив, недостатком работ многих монографов и флористов являлась их замкнутость, сосредоточение всего внимания на решении поставленных частных вопросов, с утратой более широкой перспективы и неизбежным при этом недоучетом взаимной связанности всего круга вопросов, охватываемых проблемой становления и развития высокогорных флор. И попытки обобщения результатов более новых исследований, делавшиеся уже в нашем столетии, не носили того широкого характера, который отвечал бы значению проблемы.

При современном уровне фактических знаний создание новых провизорных генеральных гипотез, не опирающихся на анализ результатов частных исследований по отдельным специальным вопросам, едва ли было бы оправдано. Сами же специальные исследования далеко не всегда удобны для непосредственного синтеза их результатов. И если мы стремимся к таковому, то подобно тому, как от обсуждения судеб высокогорных флор вообще мы неизбежно переходим к изучению генезиса о п р е д е л е н н ы х высокогорных флор, истории развития определенных групп растений, участвующих в сложении флор высокогорных областей, необходимой предпосылкой успеха является также расчленение проблемы генезиса высокогорных флор в целом на более узкие по своему специальному содержанию вопросы, решение которых должно подготовить почву для обобщения всего того материала, относящегося к интересующей нас проблеме, которым располагает современная наука.

Исследование флоры почти каждой высокогорной области северного полушария оставляет у исследователя впечатление как бы д в о й с т в е н н о с т и ее состава. Каждая высокогорная флора включает большее или меньшее количество видов, общих с окружающими ее пристанище невысокогорными пространствами, и нередко также самобытных, собственно высокогорных растений, стоящих в тесных родственных связях с элементами территориально смежных невысокогорных флор. Эти виды, сближая исследуемую высокогорную флору с невысокогорными флорами той области (провинции), в пределах которой расположена соответствующая горная страна, придают всем высокогорным флорам более или менее выраженный р е г и о н а л ь н ы й о т т е н о к, различный в зависимости от того, с высокогорной флорой какой именно области мы имеем дело. Естественно, что при сравнении различных высокогорных флор друг с другом

эти виды выступают как их отличительные черты, придавая составу высокогорных флор в их совокупности некоторую пестроту.

Почти всегда указанной группе видов отчетливо противостоит другая, обнимающая элементы, свойственные данной высокогорной флоре в отличие от флор, окружающих ее пристанище невысокогорных пространств и не связанная с ними более близким родством. Напротив, такие отношения усматриваются у них с высокогорными же (а отчасти и не собственно высокогорными) растениями других стран, нередко пространственно весьма удаленных. Некоторая часть этих элементов обща различным горным странам в полной мере, т. е. мы встречаемся в них с одними и теми же видовыми типами, другая представлена разными видами, но и при этом родство между растениями, приуроченными к разным горным странам, оказывается более близким, чем между любым из них и ближайшими в систематическом отношении формами, обитающими поблизости от них в невысокогорных условиях.

В разных горных странах северного полушария элементы этого рода оказываются как бы повторяющими друг друга. При всем их многообразии в деталях мы видим поразительную повторяемость общих линий структуры высокогорных флор. С одной стороны, им свойственны представители некоторых (совершенно различных в зависимости от того, где расположена соответствующая высокогорная область) родов, имеющие региональное значение; с другой — представители небольшого, в сущности, и весьма постоянного набора родов, выступающих как бы в роли универсальных эдификаторов высокогорных флор северного полушария. Элементам с региональными связями противостоит в каждой высокогорной флоре некоторый объединяющий их элемент.

Естественно, что подход к изучению элементов высокогорных флор должен быть существенно различен в зависимости от принадлежности их к той или иной из двух намеченных категорий. Изучение элементов первого типа должно пролить свет на связи каждой отдельной высокогорной флоры с флорой смежных невысокогорных пространств и имеет преимущественное значение для познания внутренних преобразований флор той области, в пределах которой расположена данная горная страна. Она должна проводиться в неразрывной связи с освещением их судеб, исторических судеб данной географической области. Напротив, для уяснения связей между различными высокогорными флорами и для решения более общих вопросов истории развития высокогорных флор северного полушария изучение этих элементов может дать относительно немного.

Кроме того, изучение элементов «объединяющей» группы имеет преимущественное значение как раз для установления исторических (флорогенетических) связей между различными высокогорными флорами, для выяснения общих черт в процессе их формирования, происхождения известной картины флористического единства (неполного, разумеется) разобщенных территориально высокогорных областей.

Посвящая наше исследование целиком «объединяющей» группе элементов высокогорных флор северного полушария, многообещающая в историко-фитогеографическом аспекте природа которых привлекала не только наше внимание, мы хотели бы, однако, сразу сделать одну важную оговорку. Надо заранее отвергнуть взгляд на данную группу элементов как на нечто однородное, в подлинном смысле целостное. Она производит впечатление такой целостности в сравнении с другими (региональными) группами элементов высокогорных флор, противостоящими

в каждом отдельном случае как ей, так и каждому другому региональному комплексу аналогичных элементов. Но внутренне «объединяющая» группа не столь целостна, как кажется с первого взгляда. В ней сочетаются элементы, в разных отношениях неоднородные, но обладающие определенными общими особенностями, сближенные своим участием в образовании высокогорных флор, соединившие свою историю друг с другом в рамках определенных флористических комплексов.

В связи с этим мы заранее готовы признать малообещающими поиски универсальных решений стоящих перед нами историко-фитогеографических вопросов, — решений, приложимых к каждому из родов «объединяющей» группы и ко всей этой группе в целом. Решение этих вопросов должно добываться для каждого рода или секции особо, соответствующим специальным исследованием. Объединение систематически разнородных серий форм в географические элементы высокогорных флор (в более конкретном смысле) также должно делаться не огульно, а на основе более детального освещения сходств и различий, существующих в распространении отдельных видов, секций, родов и т. д.

Поэтому, пожалуй, уже сейчас уместно остановиться на тех концепциях происхождения основных элементов высокогорных флор северного полушария, которые кажутся нам мало удачными отчасти именно потому, что за ними скрывается тенденция найти слишком общее объяснение для, очевидно, лишь в разной степени подобных, но не повторяющих друг друга явлений. Одной из этих концепций является выдвинутая Гукером (Hooker, 1862) гипотеза полярного происхождения аркто-альпийских групп растений. Гипотеза эта кажется заманчивой как дающая относительно простое объяснение флористическим связям территориально разобщенных горных стран и упрощающая представление о меридиональных (и сходных с ними по направлениям) миграциях — односторонних в смысле направления (с севера на юг) и независимых друг от друга в любом секторе северного полушария. Но при детальном рассмотрении фактического материала гипотеза Гукера оказывается в непримиримом противоречии со многими фактами, и мы бываем вынуждены конструировать для объяснения многих частных случаев распространения растений различные другие гипотезы, возможность избежания которых и является именно тем, что делает а priori ценной основную гипотезу.

Очень близкой по существу (хотя и вопреки мнению самого автора) является гипотеза Дильса (Diels, 1910) об аркто-третичном лесном происхождении «бореальной» группы элементов альпийской флоры. Содержа определенные плодотворные мысли и ставя проблему генезиса альпийской флоры в известных отношениях по-иному, чем ее ставил Гукер, гипотеза Дильса грешит тем же основным недостатком — попыткой найти единое происхождение для всей категории элементов, образующих действительно более или менее целостную группу в рамках флоры Альп, но объединяющую роды, отчасти весьма различные по своей географической природе, если рассматривать их во всем объеме. К критическому рассмотрению ряда положений интересной работы Дильса мы вернемся, однако, позже.

I. ОСОБЕННОСТИ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ РОДОВ, НАИБОЛЕЕ ХАРАКТЕРНЫХ ДЛЯ ВЫСОКОГОРНЫХ ФЛОР ГОЛАРКТИКИ

Поставив своей задачей изучение генезиса «объединяющей» группы элементов высокогорных флор, мы должны установить, какими критериями должен определяться выбор объектов более детального исследования.

Прежде всего это участие рода (группы) в образовании возможно большей части высокогорных флор северного полушария, т. е. универсальность (хотя бы относительная) участия рода в их сложении.

Второе положение — значительность количества высокогорных видов, относящихся к данному роду как вообще, так и в составе отдельно взятых характерных высокогорных флор, т. е. значительность участия рода в их сложении, значительность «удельного веса» рода в составе этих флор.

Третье — относительно, а еще лучше и абсолютно, слабая представленность рода в невысокогорных областях северного полушария, придающая его видам в их совокупности характер элементов, отличающих высокогорные флоры от невысокогорных, т. е. специфичность рода как объединения высокогорных растений.

Классическим примером рода, отвечающего всем этим требованиям, является род *Saxifraga*, исключительно тщательно изученный Энглером (Engler, 1916), притом специально с целями, близкими к задачам нашего исследования. Сходными объектами являются роды *Draba, Pedicularis, Gentiana, Primula, Androsace*. Целесообразность использования их для целей нашей работы усугубляется наличием специальных детальных исследований, освещающих их филогению и историю географического распространения. Из кустарниковых растений к названным родам примыкает род *Rhododendron*, которому нам также придется уделить некоторое внимание. Меньшее значение как в смысле неуниверсальности участия в сложении высокогорных флор, так и особенно в отношении удельного веса своих представителей в их составе имеют кустарнички типа *Dryas, Diapensia, Cassiope* (представляющие, однако, специфический интерес для освещения проблем аркто-альпийских связей) или такие травянистые растения, как *Corydalis, Papaver, Cobresia, Leontopodium* и некоторые другие. Однако было бы неправильно вообще оставить их вне поля зрения. Наконец, безусловно благодарными объектами для разработки интересующих нас вопросов являются такие выдающиеся по обилию и широкой распространенности специфически высокогорных форм роды, как *Carex, Poa, Ranunculus, Potentilla, Astragalus* и некоторые другие. Их использование в наших целях затрудняется, однако, отсутствием таких монографических исследований, в которых бы ставились задачи, затрагивающие более или менее непосредственно нашу проблему. Кроме того, эти роды, рассматриваемые в целом, не отвечают третьему из намеченных выше критериев родов — «эмблем высокогорных флор». Многочисленность их представителей не является специфической особенностью высокогорных флор, но одинаково свойственна и многим флорам невысокогорным. В связи с этим некоторые ботанико-географические закономерности выявляются на примере таких родов менее отчетливо.

Для выяснения некоторых частных особенностей родов, являющихся типичнейшими представителями «объединяющей» группы элементов высокогорных флор, мы сосредоточим свое внимание на пяти из них, представляющих как бы ядро этой группы. Это — *Saxifraga, Draba, Pedicularis, Gentiana* и *Primula*. Представители этих родов безоговорочно признаются характерными для высокогорных флор северного полушария и в том или ином количестве действительно участвуют в сложении подавляющего их большинства. Ссылки на эти роды неизменно делаются и при рассмотрении проблемы аркто-альпийских связей. И именно на примере этих пяти родов мы легко убеждаемся в глубокой неоднородности нашей «объединяющей» группы. Положение это легко выявляется на основе

сопоставления некоторых основных черт географического распространения представителей пяти названных родов.

Отношение к арктической флоре. Роды *Draba* и *Pedicularis*, представленные в Арктике неодинаково богато (удельный вес представителей *Draba* в арктических флорах неизменно более значителен), обладают той общей чертой, что их арктические представители в значительной части специфически или преимущественно арктические растения. Часть их к тому же является представителями довольно архаичных систематических групп. Определенные виды обладают отчетливо реликтовыми ареалами и должны были входить (в своем современном, в морфологическом отношении, состоянии) в состав древней раннеледниковой флоры Арктики. У рода *Draba* наблюдается образование групп родственных видов, сосредоточенных в Арктике. Все это указывает с бесспорностью, что *Draba* и *Pedicularis* — древние обитатели Арктической области, которая должна (хотя бы частично) рассматриваться как часть третичных ареалов этих родов.

Несколько иное положение занимает род *Saxifraga*. Он неизменно богато представлен в арктических флорах. В крайних широтах это обычно богатейший по количеству видов род. Но, несмотря на столь видное место, занимаемое родом *Saxifraga* в современных арктических флорах, его арктические представители мало самобытны. В подавляющей части это аркто-альпийские виды, часто очень широко распространенные. В составе арктической флоры они занимают в систематическом отношении изолированное положение, вне ее — в горных областях умеренного пояса — часто обнаруживают тесные родственные отношения с другими, специфически горными видами. За немногими исключениями их приходится рассматривать как относительно недавних (ледниковых, в широком смысле слова) иммигрантов в Арктику. Несколько видов, являющихся, быть может, арктическими аборигенами, все-таки приходится выводить от предков, не связанных с арктической флорой. Таким образом, в высшей степени характерный для современной арктической флоры и играющий и в ней преимущественно «объединительную» роль (т. е. сближающий флоры отдельных секторов Арктики, в силу многочисленности входящих в него циркумполярных и почти циркумполярных видов) род *Saxifraga* (в отличие от *Draba* и *Pedicularis*) не обнаруживает показателей большой древности своего присутствия в Арктике. Дополнительным критерием рецентности расселения широко распространенных видов *Saxifraga* в Арктике является невыраженность их расовой дифференцированности в ее пределах.

Роды *Gentiana* и *Primula*, хотя и упоминаются почти неизменно при анализе проблемы аркто-альпийских связей, с полным основанием могут быть противопоставлены трем рассмотренным выше родам как не характерные для арктической флоры. Для большей части флор Арктической области характерно, собственно, их отсутствие. Единичные виды этих родов проникают нередко лишь в пространственно ограниченные секторы Арктики и не распространяются более широко в ее пределах. Распространение ряда других ограничивается лишь периферийными частями Арктики. Большинство присутствующих в ней видов — растения аркто-альпийские, обычно широко распространенные в горах умеренного пояса. Распространение этих видов не оставляет никакого сомнения в том, что арктическая часть их ареалов вообще молода или, по меньшей мере, не является исходной. Значительного участия в сложении арктических флор роды *Primula* и *Gentiana* нигде не принимают.

Таким образом, из пяти рассматриваемых родов только два (*Pedicularis* и *Draba*) обладают такими чертами распространения, при которых постановка вопроса об их арктическом происхождении может быть обоснована. Вторичность арктической части ареала рода *Saxifraga* очевидна. Присутствие в Арктике ряда видов *Primula* и *Gentiana* тем более должно рассматриваться как вторичное и притом (за исключением, может быть, крайнего северо-востока Азии), очевидно, недолговременное.

При современном состоянии наших знаний о геологической истории Арктики (в частности, при доказанной неподверженности значительных пространств азиатской и американской Арктики сплошному оледенению) допущение, что роды типа *Saxifraga*, *Primula* или *Gentiana* сперва развились в ней, а затем были нацело вытеснены «ухудшением климатических условий» и, наконец, вновь вселились в ее пределы и (в случае с *Saxifraga*) быстро достигли процветания, выглядит настолько натянутым, что о нем едва ли есть смысл говорить даже как о спорном. Развитие в различных секциях этих родов многочисленных крайне выносливых к недостатку тепла ореофильных типов является лучшим доказательством возможности выработки и в их составе новообразований, отвечающих по своей природе сложившимся начиная с конца третичного периода суровым условиям Арктики, если бы соответствующие исходные формы были застигнуты позднетретичным изменением климатических условий в ее пределах. Но таких новообразований (столь обильных в высокогорных областях) в Арктике почему-то (очевидно, только потому, что в ее пределах в то время отсутствовали растения, которые могли бы дать начало развитию подобных форм) не возникло.

Распространение в Америке. Неоднородность рассматриваемой группы родов ярко отражается и особенностями их распространения в Новом Свете. Большое разнообразие американских форм выделяет род *Draba* в ряду остальных. Для него характерна многочисленность американских видов вообще, широкое распространение представителей рода как в кордильерской (высокогорной) части материка, так и вне ее, богатое и самобытное развитие в горах Южной Америки, где выработались весьма своеобразно видоизмененные формы *Draba*, приспособленные к специфическим условиям экваториального высокогорья. Многообразие американских представителей *Draba* и характер распространения рода в Америке были основанием для вывода Гильга (Gilg, 1907—1908) о вероятности американского происхождения рода в целом. Мы не разделяем этой точки зрения, считая более вероятным азиатское происхождение рода *Draba*. Однако большая древность присутствия представителей рода в составе американских флор (притом не только высокогорных) не вызывает сомнений. И во всяком случае, в ряду рассматриваемой нами группы родов *Draba* единственный род, в отношении которого постановка вопроса об американском происхождении может быть обоснованной.

Сходный с родом *Draba* по своим отношениям к Арктике род *Pedicularis* ведет себя в Америке существенно иначе. Прежде всего бросается в глаза, что он относительно богато представлен только в кордильерской части Северной Америки, на юг до Мексики. В умеренных частях восточной Северной Америки *Pedicularis* (в отличие от *Draba*) почти отсутствуют. В Южной Америке встречаются лишь единичные виды, близко родственные североамериканским. В пределах Америки вообще не выработалось ни одной своеобразной группы видов этого рода. В этом отношении его «поведение» в Америке резко отлично от такового в Старом Свете, в частности в Центральной и Восточной Азии. Вторичность американской

части ареала *Pedicularis* не вызывает сомнений. Относительно давно заселенной представителями рода частью Нового Света является, очевидно, лишь притихоокеанская часть Северной Америки.

Род *Saxifraga*, подобно роду *Pedicularis*, характеризуется крайне неодинаковым развитием в Старом и Новом Свете. При явном преобладании в его составе чисто азиатских или преимущественно азиатских типов он обнаруживает, однако, признаки достаточно древнего присутствия в Северной Америке. В частности, повидимому, притихоокеанская Северная Америка издавна служила областью формообразования рода *Saxifraga*. Возможно, что здесь (или в севернотихоокеанской области, включавшей части современной американской суши) развились отдельные группы *Saxifraga*, получившие затем более широкое распространение. Проникновение *Saxifraga* в Южную Америку имеет ограниченный характер, что косвенно отражается и в распространении рода в Северной Америке, в более низкоширотных частях гор, где его представители относительно малочисленны.

Род *Gentiana* являет разную картину распространения в зависимости от рассмотрения его в полном объеме (включая подрод *Gentianella*) или только типичного подрода *Eugentiana*. Для *Gentianella* характерно наличие богатого очага формообразования в Андах Южной Америки. Напротив, *Eugentiana* едва проникает в пределы этого материка. В Северной Америке подрод *Eugentiana* хорошо представлен как в кордильерской, так и в восточной части, причем характерным для Америки, в отличие от Азии, является преимущественное развитие относительно архаичных, не специально ореофильных групп (секция *Pneumonanthe*, в частности). Это свидетельствует о значительной древности присутствия рода *Gentiana* (и подрода *Eugentiana*) в Северной Америке. Вместе с тем это указывает, что развитие прогрессивных, типично ореофильных групп *Gentiana* протекало в значительной мере изолированно от развития рода в американских флорах.

Наконец, пятый из рассматриваемых нами родов — *Primula* — представлен в американских флорах только единичными представителями четырых (из 20) секций. Природа их как относительно рецентных иммигрантов из Старого Света (и лишь в случае с западно-североамериканскими *Nivales* как продуктов рецентного же формообразования, за счет изменения иммигрантов из Азии) не вызывает сомнений.

Таким образом, и отношения рассматриваемых родов к американским флорам отражают очевидную неодинаковость их истории, причем примечательно, что мы не наблюдаем параллелизма в «поведении» ни *Draba* и *Pedicularis*, с одной стороны, ни *Gentiana* и *Primula* — с другой, в умеренных широтах Америки, при наличии такого параллелизма в Арктике. Повидимому, это говорит, в частности, что относительная древность присутствия определенных родов в высокогорных областях и обширность их распространения в относительно далеком прошлом не обязательно являются обстоятельствами совпадающими.

Отношение к средиземноморским флорам. Род *Saxifraga* выделяется в ряду рассматриваемых нами своим интенсивным развитием в Средиземноморской области собственно. Целиком или преимущественно к ней приурочен целый ряд его секций и серий (секции *Cymbalaria*, *Robertsonia*, серии *Aquaticae*, *Exarato-Moschatae* и др.). Характерно наличие очагов, очевидно, древнего эндемизма этого рода в западном Средиземноморье. Род богато представлен на Пиренейском полуострове, отдельные представители его свойственны и северной Африке. В Среди-

земноморской области обитает значительное количество архаичных форм *Saxifraga*, не являющихся высокогорными растениями. Альпийские группы *Saxifraga* обнаруживают отчасти тесные связи со средиземноморскими. Сообразно с этим при формальном разграничении флоры Альп на элементы «северные» и «южные» значительная часть альпийских *Saxifraga* оказывается тяготеющей к последним. Налицо все признаки весьма древнего присутствия представителей рода *Saxifraga* в Средиземноморской области и своеобразной эволюции их в ее пределах не только как элементов высокогорных флор.

Род *Draba* имеет в своем составе также довольно значительное количество специфически средиземноморских форм. Однако в отличие от *Saxifraga* все средиземноморские *Draba* — типично высокогорные растения и представляют собой высокодифференцированные формы, относящиеся к прогрессивным систематическим группам. Примитивные типы *Draba* Средиземноморью совершенно чужды. Выделяется также более значительное развитие рода в восточном Средиземноморье по сравнению с западным, отчетливо отражающее азиатские связи его средиземноморских представителей.

В составе рода *Pedicularis* мы имеем лишь ограниченное количество видов, свойственных Средиземноморью собственно. Род более развит в Альпах и в горах юго-восточной Европы, где отчасти представлен архаичными формами. В целом по отношению к Средиземноморью он обладает более выраженными «северным» характером распространения, чем оба предыдущих.

Роды *Gentiana* и *Primula* представлены во флорах Средиземноморья весьма слабо. Их средиземноморские виды являются или широко распространенными высокогорными формами, или представляют побочные отпрыски систематических групп, интенсивно развитых в Альпах или вообще в горах, примыкающих к Средиземноморью с севера. Присутствие этих видов в Средиземноморской области собственно может рассматриваться как более или менее рецентное, что особенно очевидно в отношении *Primula*.

Как видно из изложенного, и в своих отношениях к средиземноморским флорам рассматриваемые роды не проявляют единообразия. Наиболее тесные исторические связи со Средиземноморьем обнаруживает род *Saxifraga*, занимающий в этом отношении обособленное положение. Отмеченные различия безусловно свидетельствуют о значительной разновременности проникновения представителей пяти рассматриваемых родов в Средиземноморскую область и, следовательно, о том, что развитие их ареалов в ходе истории Земли проходило неодинаково.

Таким образом, играя в общем сходную роль в образовании высокогорных флор северного полушария и выступая в их составе как довольно целостная группа элементов, роды *Saxifraga*, *Draba*, *Pedicularis*, *Primula* и *Gentiana* при более внимательном рассмотрении их систематической структуры и географического распространения не представляют той картины единства, которая позволяла бы ожидать, что историко-фитогеографические выводы, полученные в отношении одного из этих родов, смогут быть автоматически приложимы к остальным.

Анализируя генетический состав высокогорной флоры Альп, Дильс (Diels, 1910) справедливо обратил внимание на историческое тяготение широко распространенных ореофильных голарктических родов (*Saxifraga*, *Gentiana* и др.) к тем флористическим комплексам, за которыми в литературе закрепилось обозначение аркто-третичных. Едва ли может быть

сомнение в том, что роды, представляющие «объединяющий» элемент высокогорных флор Голарктики, действительно связаны своими историческими корнями с тем мезофильным, приуроченным к более или менее умеренным температурным условиям флористическим комплексом, типичными представителями которого являются широко распространенные в палеогене роды древесных растений — *Juglans, Populus, Ulmus, Betula, Quercus, Sequoia, Taxodium* и многие другие. Во всяком случае то, что известно нам о любых третичных флорах другого типа, делает бесперспективными поиски в их среде возможных предков интересующей нас серии форм растений.

Характерной чертой аркто-третичной флоры являлось широкое распространение ее эдификаторов — характернейших родов, а отчасти и определенных видов растений. В дальнейшем по мере изменения климатических условий и деградации на громадных пространствах Севера широколиственных лесов аркто-третичного типа деградировали и ареалы их эдификаторов. Многие из них подверглись раздроблению на части и приобрели типичные реликтовые черты. В современном растительном покрове Голарктики ведущие элементы аркто-третичной флоры (и их прямые потомки) сохранили господствующее положение лишь на ограниченных пространствах, в частности в умеренной и субтропической восточной Азии и на востоке Северной Америки.

В каких-то связях с этими элементами, в частности в связи географической — приуроченности к области, где господствовали образованные ими флоры, должны были находиться исходные типы тех систематических групп, которые представлены в современных флорах Голарктики преимущественно ореофильными формами. Но значит ли это, что мы вправе проводить историческую параллель между этими предшественниками современных групп ореофитов и эдификаторами древних аркто-третичных флор, ожидать более глубокого подобия их исторических судеб? В пользу такой параллелизации говорит, пожалуй, только одно обстоятельство: сосредоточенность наибольшего многообразия форм наших ореофильных родов, в их числе форм наиболее архаичных, в той части Азиатского материка, которая является основным «убежищем» аркто-третичных реликтов. Но этим параллелизм в географическом распространении в сущности и исчерпывается. А самое развитие очагов прогрессивного формообразования, утративших всякую связь с очагами сохранения подлинных реликтов аркто-третичной мезофильной древесной растительности, подсказывает мысль о значительном несовпадении исторических судеб определенных производных древней голарктической (аркто-третичной) флоры и ее подлинных эдификаторов.

Устанавливая генетическую связь нашей «объединяющей» группы ореофитов с аркто-третичным флористическим комплексом, Дильс обращает внимание прежде всего на существование таких родов травянистых растений, современное распространение которых подобно (в большей или меньшей степени) распространению деревьев, являющихся несомненными пережитками аркто-третичной флоры. Таковы *Cardamine* sect. *Dentaria, Chrysosplenium* sect. *Oppositifoliae, Isopyrum* и др. Все эти растения связаны с тенистыми лесными местообитаниями, чутко реагируют на недостаток влаги, требуют для своего развития довольно большой длительности вегетационного периода, в связи с чем отсутствуют в настящее время на Крайнем Севере. Их экология отвечает и ныне условиям, которые должны были господствовать в третичное время в области, занятой типично выраженными аркто-третичными флорами. В нагорной Азии из них выработ-

талось ограниченное количество ореофильных типов, вообще же эти широко распространенные роды проявляют лишь очень ограниченные способности к выработке высокогорных форм. Поэтому-то, принимая даваемое Дильсом толкование прошлого этих родов и секций, мы отказываемся видеть в них аналогов исходных типов тех родов, которые дали начало большинству голарктических ореофитов современности.

Дильс полагает, что родоначальные формы современных ореофитов, генетически связанных с аркто-третичным комплексом, обладали уже в раннетретичное время широким распространением на Севере, обитая, в частности, и в Европе — к северу от областей, поднятых в эпоху альпийского горообразования. Их потомки представляют, по Дильсу, «бореальную ветвь» древних, автохтонных элементов европейской высокогорной флоры. Но в свете рассмотренных выше данных перенос представления о древности широкого распространения на Севере на типичные ореофитные голарктические роды кажется очень спорным. Если распространение *Gentiana* sect. *Pneumonanthe* довольно хорошо согласуется с тем, что можно ожидать от древнего аркто-третичного типа, склонного к образованию горных (однако невысокогорных) форм (отсутствие секции в Арктике можно объяснить тем, что современные климатические условия последней исключают возможность произрастания там ее представителей), то применить то же объяснение к более прогрессивным секциям *Gentiana* уже невозможно. Распространение таких родов, как *Pedicularis* и *Primula*, совершенно неоспоримо свидетельствует о том, что они не могли быть обитателями большей части американского Севера в третичное время, так как иначе мы должны были бы ожидать присутствия значительного количества их видов (притом более или менее архаичных) на востоке Северной Америки, где мы находим, однако, лишь единичных и, очевидно, недавно появившихся представителей этих родов. Распространение *Draba* отвечает представлению об аркто-третичном типе, поскольку мы имеем в виду восток Азии и Америку. Но выведение специфически европейских, средиземноморских или кавказских *Draba* от гипотетических «северных» предков оказывается ничем не обоснованным. Если бы *Primula* и *Androsace* представляли широко распространенные аркто-третичные роды, мы вправе бы были ожидать большего «рассеяния» их архаичных типов по тем районам Евразии, где легко сохраняются пережитки древних флор, а не сосредоточения их в более или менее ограниченных пределах на востоке Азии, где «сходятся корни» развития обоих родов, и т. д. Дильс думает, что современные *Saxifraga, Pedicularis, Primula* и т. п. представляют «остатки. . . древних групп, имевших судьбу, сходную с таковой тех чувствительных растений аркто-третичного типа (т. е. *Dentaria, Isopyrum* и т. п., — *А. Т.*), на раздробленные ареалы которых мы выше обратили внимание. . .» (Diels, 1910). Нам кажется, что параллелизация этих групп верна лишь постольку, поскольку мы констатируем генетическую связанность и тех и других с древним умеренным аркто-третичным флористическим комплексом. И она н е в е р н а в том отношении, что роды типа *Saxifraga* или *Primula* совершенно не заслуживают рассмотрения в качестве реликтов аркто-третичной флоры, но, напротив, являют примеры типично прогрессивных ее производных. Одним из проявлений прогрессивного развития организмов является неизменно не только формообразование (значительность которого в наших случаях никем не недооценивается), но и расселение видов, представляющее географическое выражение биологического прогресса. Распространение рассматриваемых нами родов и отдельных их секций убедительно показывает, что при их высокой способ-

ности приспособляться к дефициту тепла вообще и к краткости вегетационного периода в частности они не могли бы подвергнуться столь полному истреблению в тех областях, древними обитателями которых они должны были быть, если бы гипотеза Дильса была правильна. Некоторые же группы особенно ясно показывают, что ареалы их если не расширяются в настоящее время, то претерпели такое расширение в очень недавнем прошлом. Представление о более узком распространении их в эпоху процветания флор аркто-третичного типа более соответствует, повидимому, ботанико-географическим фактам.

Мне думается, что одним из источников ошибочной концепции Дильса является довольно широко распространенное в среде ботанико-географов представление о третичных флорах теперешней Голарктики. Состояние их в раннетретичное время (прежде говорили о миоцене) рисуется им как состояние одной целостной флоры, универсально распространенной на громадных пространствах. Эта «единая» исходная флора представляется той базой, многообразные преобразования которой в неогене и четвертичном периоде привели в конечном счете к сегодняшнему состоянию пестроты флор умеренных областей северного полушария. В том, что растительный мир Севера (в широком смысле слова) в эоцене—олигоцене характеризовался бо́льшим, чем в наши дни, единообразием господствующих типов растительности и отвечавших им эдификаторов флор, едва ли можно сомневаться. Исключительно широкое распространение смешанных (хвойно-широколиственных) лесов не находит себе равного в современном растительном покрове Земли. В высокой степени характерно единообразие эдификаторов третичной растительности Севера и широкое и, повидимому, непрерывное распространение отдельных характерных видов. Но за этим единообразием определенных основных черт растительности и флор раннетретичного времени скрывается все же значительная самобытность отдельных аркто-третичных флор. Так, высокоширотная (аркто-третичная в самом узком смысле) флора приморских областей отличалась от других современных ей не только видовым составом, но даже обликом ряда эдификаторов (подчеркнутая крупнолистность ряда древесных пород). Известные тургайские, якутские, восточноазиатские флоры, существовавшие примерно одновременно, были похожи друг на друга по ряду основных признаков, но каждая из них имела и свое специфическое «лицо». Надо думать, это лицо каждой флоры характеризовалось и присутствием в ее составе некоторого количества характерных растений, не свойственных другим флорам аркто-третичного типа. Мы совершенно не стоим перед необходимостью распространять на все элементы умеренных третичных флор выводы, обоснованные в отношении определенной части эдификаторов древесной растительности соответствующего времени.

Представляется более или менее очевидным, что умеренные флоры третичного времени слагались как представителями универсально распространенных в Голарктике родов, ареалы которых затем (вместе с деградацией аркто-третичных флор как комплексов) претерпели сокращение и соответствующие типы заняли в современных флорах положение «третичных реликтов», так и представителями родов, географически более локализованных (что при тогдашней молодости этих родов особенно легко себе представить!), либо оставшихся таковыми и впоследствии (либо даже вымерших), либо расширивших свое распространение в позднейшие эпохи в связи с изменением условий своей родины, вызвавшим образова-

ние новых их видов и расселением за ее пределы.[1] Оба эти пути изменения одинаково возможны. И только тщательное изучение каждого рода в отдельности может служить основанием для решения вопроса, какую историю прошла определенная группа видов, восходящая своими генетическими корнями к той или иной части древнего аркто-третичного комплекса.

Мы уже видели, что роды растений, непосредственно интересующие нас, не представляют полного единообразия в их распространении и отношении к различным современным флорам. Распространение этих родов не таково, чтобы на основании его можно было говорить о их тяготении к реликтовым аркто-третичным родам растений. Но этот отрицательный вывод сам по себе еще не дает материала для построения положительных гипотез, которые могут основываться лишь на непосредственном исследовании материалов по географическому распространению и истории развития подлежащих освещению родов растений. К рассмотрению соответствующих данных мы теперь и перейдем.

II. АНАЛИЗ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ РОДОВ PRIMULA, GENTIANA, PEDICULARIS, SAXIFRAGA И DRABA

Род *Primula* L. В свое время род детально изучен Паксом (Pax, 1889), наметившим основные линии его истории. Позднейшие исследования нашли отражение в его же трудах (Pax und Knuth, 1905), и в обзоре Смита и Фореста (Smith and Forest, 1929), уточнивших систему рода применительно к новым открытиям.

Рассматривая распространение рода *Primula* в целом, можно характеризовать его как преимущественно высокогорный род умеренного пояса северного полушария, притом евразиатский по преимуществу. Наибольшего развития как в отношении количества видов, так и их многообразия, отражаемого количеством секций, род достигает на юго-востоке Центральной Азии — в восточных Гималаях, Юньнани и смежных частях западного Китая. В этой области встречаются как архаичные типы, так и большое количество явно прогрессивных форм. Это свидетельствует как о большой древности присутствия здесь рода, так и о непрерывном прогрессивном формообразовании, протекавшем на протяжении значительного времени. По мере удаления от данной области количество видов и разнообразие *Primula* резко убывает: более постепенно — при переходе к западу (западные Гималаи, Передняя Азия), более быстро — при переходе на север Азии. Здесь, уже в умеренных широтах, *Primula* представлены слабо. При этом, если на юго-востоке Центральной Азии мы наблюдаем среди *Primula* как высокогорные, так и невысокогорные формы (причем именно к последним относятся наиболее архаичные типы), то в горах Сибири встречаются только сложившиеся обитатели высокогорий, обладающие минимальными потребностями в тепле. Предположение о большем

[1] Допущение это является в сущности логической необходимостью. Нельзя себе представлять деградацию древних аркто-третичных флор как односторонний процесс вымирания отдельных их элементов, сокращения распространения других и т. д. Очевидно, этим явлениям сопутствовало ускоренное развитие прогрессивных типов, являвшихся дериватами тех же аркто-третичных флор. Следует подчеркнуть, что в обстановке третичной Голарктики должно было иметь место именно замещение древних эдификаторов более теплолюбивых флор новыми, возникающими за счет переработки элементов того же основного флористического комплекса. Ни о каком вторжении «готовой» более холодостойкой флоры извне речи тут быть не может: в условиях времени, когда флоры аркто-третичного типа были распространены до крайних пределов суши на севере, взяться такой «готовой» более холодостойкой флоре было просто неоткуда.

богатстве сибирских флор представителями *Primula* в прошлом едва ли может быть обосновано, ввиду достоверно установленного ограниченного распространения ледников во всей Восточной Сибири в четвертичное время. Характер оледенения этой страны мог лишь благоприятствовать распространению растений типа *Primula*, но никак не быть причиной их вымирания на севере Азии. Виды *Primula*, обитающие на крайнем северо-востоке Азии, представляют собой либо широко распространенные аркто-альпийские растения, либо формы, обособившиеся более или менее недавно, имеющие близких сородичей среди видов, встречающихся значительно южнее. Распространение *Primula* в Америке указывает на относительную молодость их проникновения на восток, через область теперешнего Берингова моря, так как если бы *Primula* входили в состав неморальной флоры ранне- (средне-)третичного времени, расселенной по всему Северу, мы должны были бы встретить отголоски этого в современной флоре восточных частей Северной Америки, чего в действительности нет. В Америку проникли, очевидно, лишь единичные виды рода, давшие на западе ее начало ограниченному числу новообразований. Присутствие *P. (farinosa* var.) *magellanica* на крайнем юге Южной Америки должно быть, повидимому, истолковано как результат не очень древней миграции.

Флора Японии бедна представителями *Primula*, причем наличные виды указывают либо на связи с Сибирью, либо на вероятность существования в довольно отдаленном прошлом отдельных широко распространенных восточноазиатских видов, давших начало японским формам реликтового типа.

Относительное богатство представителями *Primula* характеризует горы Средней Европы, особенно Альпы. Оно является, однако, результатом интенсивного развития одной чисто европейской секции — *Auricula*, на долю которой приходится три четверти среднеевропейских видов. Европейские *Primula* в общем тяготеют к переднеазиатским, но не к сибирским или американским. Специфически средиземноморских форм (в узком смысле слова) среди *Primula* почти нет, и, в отличие от некоторых других родов, развитие рода *Primula* (в частности, секции *Auricula*) в Альпах скорее предваряло его распространение в более южные (хотя бы и раньше образовавшиеся, чем Альпы) европейские горы, чем наоборот.

Рассматривая современное распространение рода *Primula* и его вероятную историю в общих чертах, мы должны присоединиться к выводу Пакса, что древнетретичный ареал рода был относительно узким. В частности, он должен был быть у́же, чем ареал *Saxifraga* в соответствующие эпохи. Повидимому, распространение *Primula* было первоначально приурочено к смежным частям Центральной и Восточной Азии (грань между которыми не была в то время столь резкой, как теперь). Отдельные виды распространялись за пределы основного очага развития рода, в частности до берегов Тихого океана на востоке, в более западные части Азии — на западе.

Проникновение вообще древних секций *Farinosae* и *Nivales* на север Азии и затем (через область Берингова моря) в Америку надо рассматривать как относительно позднее явление в истории рода, хотя оно и совершилось еще в рамках третичного периода. К нему же (но не к раннетретичному времени!) должно относиться расселение рода в пределах Европы, путь проникновения куда его представителей не ясен. Связи европейских *Primula* с переднеазиатскими горными формами говорят в пользу предположения об относительно южном пути проникновения рода в Среднюю Европу. В то же время очевидно, что расселение его здесь развертывалось вне непосредственно примыкающих к Средиземному морю пространств.

Присутствие *Primula* в Арктике следует рассматривать как явление вполне рецентное. Ярким свидетельством этого является непроникновение их во многие районы Арктики, притом в значительной части именно в такие, которые являлись пристанищем более «спокойно» и непрерывно развивавшихся в течение всего четвертичного периода флор арктического типа. Относительно более древним выглядит распространение *Primula* в прибрингийской части Арктики (Чукотская земля, о. Врангеля). Напротив, проникновение некоторых видов в европейскую Арктику (в частности, *P. farinosa*) с большой вероятностью может быть отнесено к позднеледниковому времени.

Подрод *Eugentiana* рода *Gentiana* L. Сосредоточение нашего внимания целиком на подроде *Eugentiana* (весьма естественном в систематическом отношении) и исключение из рассмотрения подрода *Gentianella* (который мог бы рассматриваться и в качестве особого, противостоящего *Gentiana* s. str., т. е. *Eugentiana*, рода) обусловлены наличием посвященной первому превосходной монографии Н. И. Кузнецова (1894) при отсутствии соответствующих исследований по подроду *Gentianella*. На данные Кузнецова, с учетом результатов позднейших систематических работ (см., например, Гроссгейм, 1952), мы и опираемся в наших рассуждениях.

Известное подобие распространения *Eugentiana* и *Primula* нами уже отмечалось. Оно отражается сходством их отношений к средиземноморским флорам (в узком понимании) и особенно к флорам Арктики. Даже конкретные формы проникновения в Арктику отдельных аркто-альпийских видов *Gentiana* как бы повторяют таковые *Primula*. Так, существует известный параллелизм в этом отношении между *G. verna* L. и *P. farinosa* L., между *G. algida* Pall. и *P. sibirica* Jacq. или *P. nivalis* Pall. Чертой сходства с *Primula* является и обилие восточно-центральноазиатских форм у *Eugentiana*, хотя и выраженное не так резко, как у *Primula*.

Напротив, резкое несходство отмечалось нами в отношении обоих родов к американским флорам. Значение его нельзя недооценивать, поскольку выразителем специфических связей *Eugentiana* с Американским материком являются неспециализированные, древние группы видов. И, говоря об аналогии в распространении *Eugentiana* и *Primula*, можно, пожалуй, утверждать, что она существует постольку, поскольку мы ограничиваем сравнение секциями обоих родов, богато представленными в высокогорных флорах Голарктики, но не распространяется на их архаичные не высокогорные типы.

Распространение и экология морфологически примитивных и, очевидно, древнейших секций *Eugentiana* — *Coelanthe, Pneumonanthe, Otophora, Stenogyne* — позволяет думать, что исходными типами *Eugentiana* были умеренно микротермные, обитавшие в лесном окружении растения, достигшие циркумполярного (или почти циркумполярного) распространения ранее того, как охлаждение высокоширотных областей исключило возможность развития целостных циркумполярных ареалов растений, не приспособленных к условиям сугубо холодного климата. Развитие географически локализованных архаичных групп как чисто европейской секции *Coelanthe*, или близкой к ней монотипной китайской *Otophora*, так же как и разобщенных очагов эндемизма в секции *Pneumonanthe*, указывает на значительную древность морфологической дифференциации не высокогорных *Eugentiana* в пределах гипотетического первичного циркумполярного ареала.

Оригинальной чертой *Eugentiana* явилось то, что большинство архаичных типов рода оказалось совершенно непригодным к превращению в вы-

сокогорные растения собственно. На Крайнем Севере древние *Gentiana* не дали начала ни одному криофильному типу. Автохтонное образование высокогорных типов за счет прототипов *Coelanthe* и *Pneumonanthe* в горах Евразии имело второстепенное значение в развитии рода, в Америке же богато представленная секция *Pneumonanthe* вообще не дала начала более прогрессивным, специализированно высокогорным производным.

В противовес этому в Центральной Азии, едва ли являвшейся частью первичной области распространения *Eugentiana*, хотя и давно охваченной им, некогда (в миоцене?) создавались условия, благоприятствовавшие образованию на основе местных невысокогорных типов специализированно высокогорных групп (например, вероятное развитие секции *Chondrophylla* за счет секции *Stenogyne*). Условия длительно находившейся в процессе поднятия на бо́льшие высоты обширной горной страны были, повидимому, особенно благоприятными для выработки многочисленных форм высокогорных растений в ряду того меньшинства родов, для которого изменение условий с поднятием гор не оказалось гибельным, а также для расселения однажды сложившихся высокогорных форм. Благодаря этому молодые, специализированные группы *Eugentiana* быстро получили широкое распространение сперва в пределах нагорной Азии, а затем в горах Сибири и через ее посредство, с одной стороны, Америки, и с другой — западной Азии и Европы.

Наряду с этим приходится допустить и автохтонное развитие специализированных высокогорных групп *Eugentiana* (секции *Thylacites, Cyclostigma*) в горах Европы, повидимому, за счет преобразования древних форм типа *Pneumonanthe*. Преимущественная приуроченность этих секций к Альпам говорит об относительно малой давности их развития.

Проникновение *Eugentiana* в Арктику приходится относить безоговорочно к четвертичному времени. Отсутствие каких-либо *Eugentiana* в раннеледниковой флоре Арктики не вызывает сомнений. Повидимому, только на крайнем северо-востоке Сибири проникновение горных *Eugentiana* в высокие широты дало толчок образованию новых специально приполярных форм (*G. arctica* Grossh.).

Род *Pedicularis* L. Естественная система рода разработана Максимовичем (1877), Прайном (Prain, 1890), Бонати (Bonati, 1918) и Лимприхтом (Limpricht, 1924). Вопросы истории географического распространения рода *Pedicularis* освещаются тремя последними авторами, причем труд Лимприхта дает наилучшие основания для ориентировки как в многообразии форм, так и в истории рода.[1]

Подобно *Primula*, распространение *Pedicularis* характеризуется исключительным обилием и разнообразием видов, обитающих на восточной и юго-восточной окраинах Центральной Азии — в горах западного Китая и восточных Гималаях. В этой области (особенно в южных частях западного Китая) лежит явственный современный «центр развития» рода.

При более детальном рассмотрении, однако, распространение *Pedicularis* оказывается лишь в ограниченной степени повторяющим таковое *Primula*. Чертой, отражающей, повидимому, относительно бо́льшую вообще древность *Pedicularis*, является отсутствие в составе рода таких форм, которые бы связывали его с другими ныне существующими родами соответствующего семейства (подобно тому, как это имеет место в отношении *Primula* и *Androsace*). Наиболее архаичные по своему строению

[1] Существенный прогресс в понимании филогенетических отношений между различными *Pedicularis* вносят новейшие исследования Ли (Li, 1948—1949, 1951). В отношении географического происхождения и истории расселения рода *Pedicularis* выводы Ли в основном подтверждают правильность концепции Лимприхта.

виды рода (такие, как *P. Artselaeri* Max. или *P. acaulis* Wulf.) являются во всех отношениях типичными *Pedicularis* и уже не представляют собой связующего звена с каким-либо другим родом. Древность рода фиксируется и географическим распространением его архаичных типов. Так, из трех наиболее архаичных видов рода один (*P. Artselaeri* Max.) приурочен к горам северного и среднего Китая, второй (*P. Regeliana* Prain) — восточным Гималаям, третий (*P. acaulis* Wulf.) — к Динарским Альпам. Ареал этой группы видов выглядит типично реликтовым. В то же время эти, очевидно, весьма древние виды оказываются в основном не связанными с той областью, к которой приурочено наибольшее разнообразие современных представителей рода.

Рассматривая распространение обнимающей наиболее близкие к вероятному исходному типу рода секции *Sceptra* (к которой относятся и упомянутые 3 вида), мы видим, что из 14 ее видов лишь 3 приурочены к юго-востоку Центральной Азии, 2 вида свойственны северному и среднему Китаю, 2 — Японии, 1 — Восточной Сибири, 2 — горам запада Северной Америки, 1 — Тянь-Шаню, 1 — юго-восточной Европе, 1 вид (*P. sceptrum-carolinum* L.) представляет широко распространенное растение евразиатского Севера, 1 — (*P. capitata* Adams) принадлежит арктической флоре. Таким образом, секция *Sceptra* обладает в целом довольно широким, относительно северным распространением и не обнаруживает преимущественного тяготения к современному «центру разнообразия» *Pedicularis*. Немногочисленность ее видов (14 из 430, по обзору Лимприхта) естественна для древней, примитивной группы. Географическая рассредоточенность видов секции не позволяет выделить в пределах ее ареала какую-либо частную территорию, для которой было бы характерно более интенсивное развитие данной секции.

Распространение также несомненно древней секции *Subbidentatae* равным образом может служить иллюстрацией как давно уже осуществившегося ее широкого расселения, так и связанности развития древних типов *Pedicularis* с пространством, расположенным севернее очага развития наибольшего количества современных видов рода. Так, виды ряда *Brevilabres* свойственны горам запада Северной Америки; ряд *Foliosae* обнимает виды, распространенные от южной Европы на западе до Саян на востоке; ряды *Roseae* и *Limnogena* (всего 3 вида) свойственны Средней и юго-восточной Европе; наконец, представители ряда *Hirsutae* являются более чем наполовину растениями арктическими (обитающими преимущественно в сибирской и американской Арктике), меньшинство же видов встречается в горах Тибета, Средней и Малой Азии.

Некоторая пестрота картины распространения свойственна и многим другим группам *Pedicularis*, причем нередко группы довольно узкого систематического значения обладают очень широким географическим распространением. Последнее присуще и довольно многим отдельным видам. Надо думать поэтому, что многие даже узкие в систематическом отношении группы видов *Pedicularis* представляют образования относительно древние. Наряду с этим в составе рода существуют и серии форм относительно молодые, обладающие порой значительным количеством видов, сосредоточенных на довольно ограниченной территории. Развитие именно таких групп характерно прежде всего для востока и юго-востока Центральной Азии, выступающих, таким образом (в случае *Pedicularis*), прежде всего как область ярко выраженного прогрессивного эндемизма. При этом формообразование *Pedicularis* осуществляется здесь как в высокогорных, так и невысокогорных условиях, что дает картину такой пестроты, кото-

рая легко может создать с первого взгляда впечатление сугубой древности развития рода именно в данной области.

Однако как приведенные выше данные о распространении более архаичных групп *Pedicularis*, так и некоторые другие черты распространения рода позволяют решительно отвергнуть предположение о первоначальном развитии *Pedicularis* вблизи южной окраины современного ареала рода. Юньнань и восточные Гималаи вместе с примыкающими к ним районами, очевидно, не являются родиной *Pedicularis*, но представляют вторичный очаг развития рода, первоначально проникшего в пределы этой области из пространств, расположенных севернее.

Вопрос о возможности циркумполярного высокоширотного распространения *Pedicularis* в раннетретичное время решается отрицательно на основе уже сообщавшихся нами данных о распространении рода в Америке. Последнее понятно только в свете допущения хотя и давнего проникновения *Pedicularis* из Азии в западноамериканскую горную страну более или менее непосредственно, без предшествующего распространения исходных форм в высокоширотных областях Америки. Немногочисленные виды *Pedicularis*, встречающиеся на востоке Северной Америки, должны рассматриваться как относительно рецентные производные западноамериканских, но отнюдь не как реликты древней аркто-третичной флоры. Виды *Pedicularis*, обитающие в арктической Америке, связаны непосредственным родством с североазиатскими.

Для распространения *Pedicularis* в Европе характерно очень слабое проникновение рода в Западную Европу собственно, при гораздо большем развитии его, в частности, в юго-восточной Европе. Большинство горноевропейских форм и целых групп видов связано родственными отношениями с *Pedicularis* горных стран умеренной Азии. С другой стороны, виды, встречающиеся в арктической Европе, не связаны непосредственным родством с горноевропейскими.[1]

В целом систематические связи и характер распространения европейских *Pedicularis*, свидетельствуя, с одной стороны, о значительной давности присутствия рода в Европе (к востоку от области Альп), одновременно указывает на вторичность европейской части ареала рода и выявляет восточные (азиатские), а не северные (древнеарктические) генетические связи собственно европейских представителей рода. Предполагать существование *Pedicularis* в составе собственно аркто-третичных флор Европы (например, Шпицбергена) у нас нет никаких оснований.

Итак, первичная область формирования рода *Pedicularis* может быть усматриваема, в общем, в согласии со взглядами Лимприхта, в более или менее северных частях древней Азии, т. е. в пределах Ангарской суши в широком смысле слова. Едва ли имеет смысл при современном уровне знаний пытаться фиксировать родину *Pedicularis* (т. е., в конечном счете, ареал родоначального вида всего рода) более точно. Но можно думать, что уже в очень отдаленном прошлом (ранее миоцена) древний ареал рода (долженствовавшего насчитывать в это время уже не очень малое число видов) охватывал обширные пространства Азии, простираясь на север, вероятно, до полярных пределов суши, на юг — по меньшей мере до северного или среднего Китая. Не позже миоцена должно было совершиться проникновение рода в Европу и на запад Северной Америки. Очень давно осуществилось и продвижение представителей рода до южных окраин Центральной Азии.

---

[1] Незначительное количество аркто-альпийских видов присутствует в горах Средней Европы в качестве недавних иммигрантов.

Исходными формами *Pedicularis* несомненно явились лесные растения, видимо отдававшие предпочтение осветленным, хорошо увлажненным местообитаниям. И в настоящее время многие представители рода (как из числа архаичных, так и прогрессивных форм) сохраняют связь с лесной средой. Другие издавна приспособились к существованию вне леса — в составе различных травянистых и мохово-травянистых формаций. Многие виды проявляют склонность к избыточно увлажненному субстрату. Высокогорные (как и арктические) формы не связаны с каким-либо узким кругом местообитаний. Они могут произрастать и на торфянистых участках, и на ключевых болотцах, и в составе низкотравных альпийских луговин, и на открытых каменистых участках. В этом отношении *Pedicularis* проявляют значительную мобильность. Однако достаточная увлажненность обитаемых ими участков представляет, как кажется, необходимое условие для благополучного существования всех видов рода.[1] Выраженных ксерофитов среди *Pedicularis* заведомо нет. С этими особенностями рода может быть отчасти связана относительная бедность его представителями гор субтропической западной и Средней Азии, где летняя засуха значительно проявляется даже на альпийских высотах. Этим же ограничивается и роль наличных видов *Pedicularis* в сложении растительного покрова этих областей.

Интересной особенностью рода *Pedicularis* является принадлежность наиболее крайних высокогорных и арктических форм к примитивным по основным чертам своего строения группам. В этом как будто можно усмотреть аргумент в пользу бытующего в ботанико-географической литературе признания высокогорных флор как бы хранителями некоторых древних черт растительного мира. Однако поскольку мы имеем дело с *Pedicularis* и биологически подобными родами, явление это должно быть, повидимому, объяснено иначе. Укажем в этой связи, что относительная примитивность именно высокогорных представителей отмечалась также для таких родов, как *Delphinium* и *Aconitum*. Общим для них и *Pedicularis* является приспособление цветка к опылению при помощи узко ограниченного круга насекомых. Но именно это свойство ставит определенные ограничения распространению представителей подобных родов как на высшие уровни в горах, так и в Арктике. Поэтому в отличие от того пути развития, который характеризуется укреплением биологических связей между растением и насекомыми-опылителями, — развития по пути специализации в отношении опылителей, в коем мы видим обычно показатель биологического прогресса у энтомофильных растений, — направление развития специфически высокогорных форм должно быть иным. Благоприятной предпосылкой для заселения высокогорных пространств (или выживания в условиях страны, поднимающейся на бо́льшую высоту вместе с заселяющей ее растительностью) является несомненно менее специализированное устройство цветка, допускающее осуществление перекрестного опыления возможно более широким кругом опылителей или даже переход на путь самоопыления. Именно вследствие этого архаичные типы *Pedicularis, Aconitum, Delphinium* и им подобных растений, обладающие менее усовершенствованным (в смысле приспособления к опылению определенными насекомыми) строением венчика, оказываются более способными к превращению в собственно высокогорные (или арктические) растения. Непосредственными наблюдениями на Шпицбергене (Ekstam,

[1] Многие *Pedicularis* могут мириться со значительным иссушением самых поверхностных слоев почвы благодаря тому, что их корни довольно глубоко проникают в толщу субстрата.

1898) установлено, что встречающиеся там *Pedicularis* (те самые виды, которые в других районах Арктики нормально опыляются шмелями) превратились в растения самоопыляющиеся, из чего можно заключить, что самоопыление как факультативное явление вообще не чуждо арктическим (а вероятно, и не только арктическим) *Pedicularis* типа *Anodontae*. Предположить то же самое в отношении ряда более дифференцированных групп *Pedicularis* едва ли возможно. Но именно их специализированность в отношении способа опыления и определенных опылителей и является препятствием для существования в условиях местностей с коротким, холодным, неустойчивым по погодным условиям летом и с обедненной фауной насекомых. Относительная примитивность высокогорных форм растений типа *Pedicularis* представляется нам поэтому не показателем древности связи соответствующих родов именно с высокогорными условиями, а следствием невозможности (или затрудненности) для более дифференцированных видов этих родов приспособиться к высокогорным условиям.

Противоположные крайнему высокогорью и Арктике условия среды в южных частях обширного ареала *Pedicularis* (в частности, в среднегорном поясе Юньнани и смежных областей) явились, напротив, одной из очевидных предпосылок бурного прогрессивного формообразования как раз более специализированных групп этого рода. Многие их представители развивались здесь по пути повышения специализированных связей с опылителями, причем, как указывает Лимприхт (l. с.), часть южных форм *Pedicularis*, возможно, превратилась при этом в орнитофильные растения.

Наряду с данным выше объяснением случаев действительной примитивности определенных высокогорных растений в отношении некоторых особенностей их строения надо учитывать, что сохранение архаичных черт морфологии возможно и в случаях, которые правильнее определять как случаи ложной примитивности. Таковыми являются, по существу, все случаи прогрессивного развития не в том направлении, которое характеризует прогресс в основной части соответствующего рода или семейства и на основании продвижения по которому (направлению) мы привыкаем судить о прогрессивности отдельных форм. Явления псевдопримитивности нередко наблюдаются у высокогорных растений. Основным путем их развития (осуществляющимся, правда, в разных конкретных формах) является изменение в сторону ограничения потребностей в тепле (и в сторону лучшего использования дефицитного тепла), ускорения развития, общего ограничения роста, продления общей продолжительности жизни особи и т. д. Все соответствующие изменения носят типично приспособительный, прогрессивный характер. Но по своей морфологической сущности они иные, чем прогрессивные преобразования родственных растений, осуществляющиеся в процессе их приспособления к другим условиям. Поэтому, если оценивать прогрессивность строения растений на основе критериев, выработанных при изучении невысокогорных форм, многие высокогорные формы неизбежно должны будут представиться нам как относительно примитивные, поскольку их прогрессивные изменения могли не затронуть как раз тех особенностей строения, измененность которых в других, принципиально отличных условиях рассматривается как показатель прогресса.

Род *Saxifraga* L. При рассмотрении истории рода *Saxifraga* мы опираемся на посвященные ему исследования Энглера, в частности на его работу о распространении рода в связи с историей развития высокогорных флор (Engler, 1916).

Род *Saxifraga* несомненно весьма древний. Об этом говорят как его систематическая обособленность и глубокая дифференцированность на секции, родственные связи между которыми не всегда ясно усматриваются, так и характер географического распространения.

Отношения рода к арктической флоре свидетельствуют совершенно ясно, что *Saxifraga* не принадлежали к числу древних обитателей высокоширотных областей Севера. Слабая представленность рода на востоке Северной Америки отражает в то же время невозможность циркумполярного распространения рода и в умеренных широтах в более далеком прошлом. Наряду с этим распространение *Saxifraga* в Восточной и Центральной Азии и в Средиземноморской области и систематическая дифференциация рода прежде всего именно в этих областях указывают на большую древность весьма широкого распространения рода в Евразии, притом в относительно низкоширотных ее частях по преимуществу.

Особенно показательны в этой связи те отношения, которые усматриваются между двумя областями наиболее богатого и самобытного развития *Saxifraga* — китайско-гималайской горной страной, с одной стороны, и горными районами Средиземноморья, с другой. В меньшинстве случаев флористическая связь между этими двумя очагами разнообразия форм *Saxifraga* отражается прерывистым ныне распространением относительно компактных систематических групп (ряд *Mediae* секции *Kabschia*). Значительно чаще мы имеем дело со специфически средиземноморскими или специфически восточноазиатскими группами. Но, если в особенности сосредоточить внимание на архаичных невысокогорных формах *Saxifraga*, четко выявляется, что связи между Восточной Азией и Средиземноморьем усматриваются не через посредство пространств, расположенных более северно, но как более или менее прямые (в смысле возможного направления древних миграций) географические связи, нарушенные последующей деградацией ареала рода в непосредственно промежуточном между обеими названными областями пространстве.

Повидимому, мы вынуждены допустить для весьма отдаленной эпохи более или менее сплошное распространение *Saxifraga* от западных до восточных окраин Евразии в пределах пространств к югу от 40-й параллели и лишь местами, возможно, несколько севернее. В части этих пространств в эоцене—олигоцене господствовали почти тропические температуры. Некоторое похолодание, наступившее в миоцене, было безусловно благоприятно для расселения невысокогорных, но несомненно исконно микротермных растений типа *Saxifraga*. Соответственно этому мы склонны относить поселение древних *Saxifraga* в области теперешнего Средиземного моря к миоцену, допуская тем самым вторичность средиземноморской части древнего ареала рода по сравнению с восточноазиатской, которую склонны считать исходной, т. е. областью первоначального формирования нашего рода.

Повидимому, и в миоцене условия юга Европы были далеко не повсеместно благоприятны для развития таких растений, как *Saxifraga*, независимо от того, что они как растения интразональных местообитаний в рамках горнолесного ландшафта вообще часто приобретают черты не совсем сплошного распространения. Эта ограниченная благоприятность условий нашла свое отражение в дальнейших нарушениях целостности европейской части ареала *Saxifraga* и в связи с этим в преимущественном развитии в Средиземноморье географически локализованных, более изолированных в морфологическом отношении и не богатых видами групп (таких, как секции *Robertsonia, Miscopetalum, Cymbalaria*; ряды *Glabel-*

ae, Aquaticae, Gemmiferae секции *Dactyloides* и некоторые другие), в то время как условия востока Азии благоприятствовали развитию более богатых видами и широко распространяющихся серий форм (например, секции *Hirculus*).

Мезофильная природа всех древних *Saxifraga* явилась, очевидно, причиной их исчезновения в позднем миоцене и плиоцене во многих местах, занимающих промежуточное положение между двумя основными очагами развития рода. И пытаться устанавливать более конкретно вероятные пути древних миграций *Saxifraga* в южных частях ареала рода при современном состоянии лика Земли едва ли есть смысл.

Заметим, что на примере *Saxifraga* мы сталкиваемся с одним из случаев флористической связи между умеренным и субтропическим востоком Азии, с одной стороны, и соответствующими по широтному положению пространствами западной Евразии — с другой, при которой наше внимание неизбежно привлекается к Гималаям как к возможному конкретному пути направленных большей частью с востока на запад миграций растений, связанных с мезофильными умеренными флористическими и ценотическими комплексами.

Несомненно, что эта миграционная связь должна рассматриваться как очень древняя и длительно существовавшая, что иногда и допускается (Бобров, 1936). Однако возможности такого допущения как будто противоречит молодой возраст Гималаев как горного хребта. Совершенно очевидно, что миграции растений не могли происходить по склонам хребта еще не поднявшегося, т. е. в нашем примере ранее плиоцена или, в лучшем случае, позднего миоцена. Это и учитывается некоторыми авторами в их историко-фитогеографических построениях (Пояркова, 1933). Но существующие ботанико-географические соотношения все же делают неизбежным допущение существования южно-центральноазиатского миграционного пути, доступного для мезофильных, микро- и мезотермных растений на протяжении более длительного времени, чем существуют Гималаи как таковые.

Постановка этого вопроса приводит к предположению, что таким путем могли служить горы Тибетского нагорья — более древние, чем Гималаи. Обычно они исключаются из рассмотрения вследствие их очевидно несовместимых с существованием богатой мезофильной растительности климатических условий. Но при этом упускается из виду, что эти условия являются в очень значительной мере функцией существования Гималайского хребта, представляющего мощный заслон, ограждающий внутренние области Азии от океанских влияний. В эпоху, когда Гималайских гор не существовало, южные склоны гор, занимавших тогда крайнее положение в области центральноазиатских поднятий, находились в условиях, в принципе сходных с таковыми южного склона Гималаев. Если эти горы не достигали высоты Гималаев, влияние океана должно было больше распространяться и через них, в глубь Центральной Азии. Основное же, что важно для нас, — это то, что условия, в принципе подобные условиям внешнего склона Гималаев, не могли не существовать на внешней (южной) окраине Центральной Азии в течение всего времени существования ее как нагорья. Поэтому экологические условия «гималайского миграционного пути» должны были существовать задолго до поднятия Гималаев, не будучи, однако, привязаны к Гималайскому хребту как к конкретной территориальной единице.

Поднятие Гималаев, ставших барьером, отгородившим Центральноазиатское нагорье от тропической южной Азии, породило резкое иссуше-

ние всего пространства к северу от гребня молодого хребта. Поэтому современные физико-географические условия пространства, в пределах которого, вероятно, осуществлялись древние миграции мезофильных растений из восточной Азии в западную (или наоборот), не дают и намека на возможность распространения по нему растений этого типа. Намеченным толкованием «гималайского миграционного пути» дается объяснение и тому с первого взгляда мало понятному явлению, что «разрыв» ареалов групп, представленных в Средиземноморской области и в Восточной Азии, нередко включает и Гималаи, хотя их условия, казалось бы, достаточно благоприятны для сохранения однажды поселившихся представителей соответствующих групп. Допускать их вымирание на Гималаях совершенно ненужно: они просто никогда не обитали там. Поднятие же Гималаев могло быть как раз непосредственной причиной вымирания этих видов в той более северной области, которая служила путем их расселения. Ясно, что и поиски некоторых реликтовых групп на Гималаях являются бесперспективными.

Распространение *Saxifraga* в северную (точнее — северо-восточную) Азию и отсюда, через посредство древней берингийской суши, в западную часть Северной Америки представляет древний этап в истории развития рода. Во всяком случае, присутствие *Saxifraga* на западе Америки уже в миоцене не вызывает сомнения. Выразителем древнего северного распространения *Saxifraga* является прежде всего объединяющая большое количество архаичных форм секция *Boraphila*. Различные группы ее видов связаны своим развитием или с северо-востоком Азии, или с умеренным западом Северной Америки. В отношении некоторых из них трудно установить преимущественное тяготение к тому или иному из этих материков, и они представляются нам собственно берингийскими. Вторичность распространения отдельных видов секции *Boraphila* в Центральную Азию, на восток Америки, в Арктику или в горы Европы всегда легко распознается. На севере Азии сложилась, повидимому, секция *Trachyphyllum* и некоторые другие группы.

Переработка исходных форм *Saxifraga* в собственно высокогорные растения осуществляется независимо в различных областях. Так, образование большинства видов типично центральноазиатской секции *Hirculus* неотделимо от процессов поднятия гор их родины. С другой стороны, такие секции, как *Porphyrion, Dactyloides* и некоторые группы видов других секций, связаны своим становлением с поднятием гор Европы в период альпийского горообразования. В горах северной Азии складывались такие группы, как серии *Sibiricae* секции *Nephrophyllum* и некоторые другие формы. Горы Северной Америки послужили также областью формирования некоторых высокогорных форм и групп (значительная часть *Nivali-virginienses* секции *Boraphila*, может быть серия *Caespitosae* секции *Dactyloides*).

Несмотря на длительность своего существования на азиатском севере, *Saxifraga* долго оставались здесь растениями, связанными с лесным окружением, хотя отчасти и развивались на открытых местообитаниях. Что-то препятствовало их распространению в крайние широты, так как природа арктических представителей рода не оставляет сомнений в том, что они не являются продуктами автохтонного преобразования лесных элементов в пределах приполярной области, но проникли в Арктику (в недавнем геологическом прошлом) как иммигранты из горных районов умеренного севера Азии и Америки, а также Средней Европы как уже сложившиеся криофиты, приспособленные к крайним условиям существования.

Тем более замечательно, что именно виды *Saxifraga* получили в Арктике очень широкое распространение, стали в большинстве своем циркумполярными растениями и проникли в очень высокие широты. Это говорит об относительной легкости, с которой в условиях высокогорных областей умеренного пояса вырабатываются растения, могущие процветать в условиях современных приполярных областей. Повидимому, мы имеем дело и с отражением значительной быстроты расселения *Saxifraga* в пределах Арктики. Возможность переноса семян *Saxifraga* на значительные расстояния и вообще способность представителей рода к быстрому расселению в свое время отмечалась Энглером в связи с рассмотрением истории рода в высокогорных областях Евразии.

Западные части умеренной Северной Америки служили очагом развития некоторой части групп *Saxifraga* с отдаленного прошлого, причем западноамериканская часть древнего ареала рода являлась непосредственным продолжением его основной, азиатской части. На востоке Северной Америки мы встречаемся, с одной стороны, с отпрысками западноамериканских групп (*S. virginiensis* Michx. и некоторые другие), с другой — с производными европейских секций (*Xanthizoon, Euaizoonia*), которые могли проникнуть в Америку лишь через область Атлантического океана. Не следует исключать эту возможность и для представителей секции *Dactyloides,* поскольку развитие ряда *Caespitosae* как относительно молодой североамериканской горной группы кажется наиболее вероятным, в то время как европейское происхождение секции *Dactyloides* в целом едва ли может ставиться под сомнение.

Таким образом, несмотря на определенные черты сходства географического распространения с рассмотренными раньше родами, история развития *Saxifraga* оказывается во многом самобытной. Раннее весьма широкое южнопалеарктическое распространение рода не имеет аналогов в распространении других «родов-эдификаторов» высокогорных флор Голарктики. Равным образом весьма своеобразным является отношение *Saxifraga* к арктическим флорам: очевидно, позднее проникновение в Арктику, уже успевшую претерпеть полное обезлесение задолго до этого, и широкое распространение в ее пределах большого количества альпигенных видов, занявших в составе современных арктических флор исключительно заметное положение.

Род *Draba* L. В отношении рода *Draba* мы опираемся на монографии Шульца (Schulz, 1927, 1936), работу Гильга (Gilg, 1907—1908) об американских *Draba* и опубликованные лишь частично собственные исследования (Толмачев, 1938, 1957).

В отличие от всех остальных рассмотренных нами родов *Draba* выделяется обилием и разнообразием американских представителей. Род богато представлен как в кордильерской части Северной Америки, так и на востоке этого материка. Кроме того, многообразные формы его (отчасти архаичные) заселяют высокогорные районы Южной Америки, распространяясь на юг вплоть до Огненной Земли и Фальклэндских островов. В Арктике род *Draba*, подобно роду *Saxifraga*, представлен весьма богато и выступает как один из крупнейших по числу видов родов высших растений. Но, в отличие от *Saxifraga*, большинство арктических *Draba* — растения чисто арктические или едва выходящие за пределы Арктики; аркто-альпийских видов, напротив, немного. Род хорошо представлен в высокогорных флорах Сибири, Центральной и Восточной Азии, но не проникает вовсе южнее Юньнани и Гималаев. Западнее мы видим его многочисленных представителей в горах Средней и Передней Азии, Кавказа, Средней и

юго-восточой Европы; значительно меньше их в горах западного Средиземноморья. Ограниченное число не высокогорных видов пользуется широким распространением в умеренно северных частях Евразии и Северной Америки. На востоке Сибири, у берегов Тихого океана и в восточных районах Америки обитают в невысокогорных условиях и некоторые виды *Draba*, систематически близкие к типично высокогорным формам.

В своем большинстве *Draba* — растения каменистых мест. Многие из них селятся на уступах и в трещинах скал. Напротив, лишь меньшинство видов не избегает задернованных участков. Криофильные (высокогорные, арктические и субарктические) формы в составе рода резко преобладают. Но в ряду видов, не специфически высокогорных, многие не избегают лесного окружения при условии наличия удобного для их поселения субстрата, не занятого более высокорослыми растениями. Виды *Draba*, встречающиеся в невысокогорных районах умеренного пояса, представляют относительно рано цветущие (весенние) растения.

Характерным для *Draba* является широкое географическое распространение архаичных групп. Они встречаются в Восточной Сибири, Центральной и Восточной Азии, в Северной и Южной Америке. Лишь немного более дифференцированные формы свойственны Арктике, а представители одной из архаичных групп проникают на Кавказ и в Среднюю Европу. Наиболее архаичные по своей морфологии виды *Draba* встречаются у восточной окраины Центральной Азии. Однако по уровню своего развития они лишь незначительно отличаются от многих северо-восточноазиатских и американских форм.

Несомненно весьма древнее присутствие *Draba* в Америке и в Арктике, как и очевидное отсутствие древних связей между восточноазиатскими и средиземноморскими группами этого рода, исключают возможность предположения о первоначальном развитии *Draba* в области юго-восточной окраины Центральной Азии. О том же говорит и непроникновение *Draba* в горы Индокитая.

Вопрос об азиатском или американском происхождении *Draba* нельзя считать решенным окончательно. Но при всех условиях весьма древнее распространение *Draba* и на севере Азии и на севере Америки не вызывает сомнений. Поэтому, может быть наиболее основательно считать родиной *Draba* пока (без большего уточнения) пространство, охватывающее восточные окраины Сибири, северные притихоокеанские страны и запад Северной Америки. Где-то в пределах этого пространства обитала родоначальная форма рода *Draba*, ареал которой и является первичным ареалом рода. Но несомненно, что производные этой формы (родоначального вида) уже на очень раннем этапе истории *Draba* заселяли все указанное выше пространство, оставаясь, конечно, в его пределах приуроченными к тем типам местообитаний, которые вообще специфичны для *Draba*, и в силу этого неизменно играя лишь малозаметную роль в сложении растительного покрова своей родины.

Древние *Draba* безусловно были очень давно на севере, но не распространились при этом циркумполярно в пределах Арктики. На юге они также очень рано достигли области Юньнани и вообще южных окраин Центральной Азии, а в Америке распространились в экваториальные широты и далее, вплоть до южных пределов американской суши. Длительность существования *Draba* в высокогорных частях тропической Америки отражается как обилием эндемичных форм (и целых групп видов), развившихся здесь, так и своеобразными морфологическими преобразова-

ниями, которые претерпели представители некоторых архаичных типов рода в условиях экваториального высокогорья.

Распространение *Draba* в Переднюю Азию, на Кавказ и в Европу относится несомненно к третичному времени, но уже к эпохе, когда предки современных западноазиатских и европейских групп вполне оформились как специализированные высокогорные растения. Вместе с тем примечательно, что в Передней Азии и на юге Европы обитают только отчетливо ксерофильные формы *Draba*, в чем можно видеть отражение расселения *Draba* на западе Евразии в эпоху, когда миграции типичных мезофитов (каковыми являются, например, многие средиземноморские *Saxifraga*) уже исключались изменившимися в неогене климатическими условиями.

Проникновение арктических *Draba* в Европу относится уже к четвертичному времени, причем некоторая часть североевропейских их видов имеет арктическо-сибирские корни (*Alpinae, Hirtae* и др.), другие — несомненно американские (*Incanae* и др.). Характерно, что представители *Draba*, свойственные северной Евразии, с одной стороны, и Средней и южной Европе — с другой, в большинстве своем не связаны друг с другом.

В экологическом отношении исходными типами *Draba* должны были быть растения незадерненных, повидимому, каменистых местообитаний, в частности скал, каменистых склонов. Они обитали, вероятно, в невысокогорных условиях умеренного севера, видимо в окружении лесного ландшафта. Мезофитная их природа не вызывает сомнений, но приспособленность к грубым, часто легко отдающим воду субстратам должна была явиться благоприятной предпосылкой для развития потомков этих растений в большей или меньшей мере по пути ксерофитизации. Эти преобразования были благоприятны для распространения *Draba* в некоторые районы (в частности, в Средиземноморской области) уже в то время, когда расселение там же типично мезофильных микротермов вероятно было бы уже невозможно.

III. ВОПРОСЫ ГЕНЕЗИСА ВЫСОКОГОРНЫХ РАСТЕНИЙ

Проведенное выше рассмотрение данных по истории отдельных родов, являющихся эдификаторами современных высокогорных флор Голарктики, подтверждает намеченный раньше вывод, что они не представляют собой группы целостной в отношении происхождения, времени и истории расселения. Они могут выступать в качестве представителей одного генетического элемента при рассмотрении генезиса той или иной определенной высокогорной флоры или флоры определенной страны. Но при рассмотрении других флор соотношения между ними могут оказаться иными, и отдельные из рассмотренных родов могут становиться не подобием, а противоположностью других.

Резюмируя вкратце выводы о первичных областях развития и главнейших чертах истории рассмотренных пяти родов, мы можем формулировать их так:

1. *Primula* — род, развивавшийся первоначально на рубеже Восточной и Центральной Азии, в относительно низких широтах; в дальнейшем — постепенное расселение из этой исходной области на запад и на север; позднее проникновение в Америку, весьма позднее — в Арктику. По ряду своих особенностей род *Primula* выглядит наиболее молодым из рассмотренных нами.

2. *Gentiana* (subg. *Eugentiana*) — древнее циркумполярное распространение в умеренном поясе северного полушария, в дальнейшем частично деградировавшее; развитие специализированно высокогорных групп пре-

имущественно в нагорной Азии, отчасти в Европе, с последующим широким расселением их представителей; весьма позднее проникновение в Арктику.

3. *Pedicularis* — древнеангарский род, давно распространившийся на запад до Европы, на восток — в западные части Северной Америки, на юг — до южных окраин древнеазиатской суши; раннее проникновение в Арктику, с последующим образованием автохтонных арктических форм в период позднетретичного охлаждения климата.

4. *Saxifraga* — южнопалеарктический род, рано распространившийся из гипотетической восточноазиатской родины до западной окраины Евразии и на север — в Восточную Сибирь и притихоокеанскую Северную Америку; развитие специфически высокогорных форм происходило самостоятельно в различных частях всех трех северных материков; относительно позднее, но весьма интенсивное проникновение в Арктику в лице видов, сложившихся в разных высокогорных областях.

5. *Draba* — род ангаро-американского происхождения, давно проникший как в Арктику, так и в южные части Центральной и Восточной Азии и в горы Южной Америки; более поздним является его проникновение в Европу.

За констатированной неодинаковостью исторических судеб отдельных рассмотренных родов мы все же можем усмотреть наличие черт подобия в истории их становления. Именно, ясно выступает преимущественная роль горных стран умеренного пояса как очагов развития первичных типов целых родов, равно как и отдельных групп видов в их пределах. Напротив, в высокоширотных областях, в частности в Арктике собственно, мы не можем усмотреть родину ни одного из рассмотренных родов или даже более значительной секции того или иного из них. Для части родов фиксируется несомненно недавнее проникновение в Арктику.

Далее, с бесспорностью выявляется выдающаяся роль Азиатского материка в формировании тех групп растений, которые играют ведущую роль в образовании современных высокогорных флор Голарктики.

Наконец, неизбежен вывод о большом значении миграций примерно широтного направления в истории расселения рассмотренных родов (и вместе с тем — в истории развития высокогорных флор Голарктики) при осуществлении таких миграций под самыми различными широтами (от южных окраин Палеарктики до высокой Арктики) и в разные геологические эпохи.

Таковы основные собственно географические итоги произведенного исследования.

В экологическом отношении представители рассмотренных пяти родов также не вполне однородны. Исходные типы всех их являлись несомненными мезофитами. Эта мезофильная природа удерживается в дальнейшем развитии у всех *Primula, Pedicularis, Gentiana,* что налагает отпечаток и на связи их с определенными типами местообитаний и растительных группировок. Типичными мезофитами остается подавляющее большинство *Saxifraga* и значительная часть *Draba*. В последнем роде тенденции к ксерофитизации (столь часто проявляющиеся вообще у прогрессивных родов сем. *Cruciferae*) выражены наиболее ярко, и значительные группы форм должны быть признаны и по их структуре и по связям с местообитаниями хеми-ксерофитами. Умеренность потребностей в тепле характерезует весь состав рассмотренных родов. Характерно, в частности, что их виды требуют лишь умеренного летнего тепла для успешного прохождения полного

жизненного цикла. Исходные типы всех родов не являлись вместе с тем крайними микротермами (и тем более хекистотермами).

Развитие значительного количества филетических линий, отличающихся малой требовательностью их представителей к теплу, было вообще, повидимому, характерно для флор того типа, развитие которого в северной половине древней азиатской суши восходит еще к меловому времени. Именно за этими флорами на более поздних стадиях их развития закрепляется традиционное обозначение аркто-третичных. С древнейшими этапами развития этих флор связано, повидимому, становление таких родов, как *Cardamine, Caltha, Carex, Ranunculus* и некоторых других, картина современного распространения которых настолько усложнена многочисленными историческими преобразованиями, что нам уже трудно опираться на эти роды при расшифровке истории развития флор земного шара.

Едва ли может быть сомнение в том, что все эти группы, обнаруживающие большую легкость образования в их составе явственно микротермных типов, могли сформироваться только в условиях климата с ясно выраженным холодным временем года, наличие которого создает предпосылки развития микротермных форм растений независимо от общего (среднего) уровня температур соответствующей страны.

Оглядываясь на отдаленные эпохи истории Земли, когда общие термические условия ее поверхности более благоприятствовали процветанию мега- и мезотермных растений и образуемых ими группировок, мы можем усматривать в качестве предпосылки формирования флористических комплексов умеренного типа прежде всего наличие во внетропических широтах обширных материковых масс, которые не могли не подвергаться пусть слабому по сравнению с современным, но абсолютно все же значительному охлаждению в зимние месяцы. Это, в частности, могло оказывать большое влияние на формообразование растений в древней Азии, в особенности в тех ее частях, климат которых формируется под решающим давлением термического противоречия между обширной внетропической сушей и обширной же водной поверхностью расположенного к востоку от нее Тихого океана.

Что касается природы тех родов, которые представляются вероятными производными древнейшей неморальной (меловой) флоры (тип *Caltha—Carex—Cardamine*), то, пожалуй, наиболее характерной их чертой является связь очень многих форм с хотя бы сезонно переувлажненными местообитаниями. Именно эта связь и являлась, повидимому, исходной предпосылкой для выработки более или менее криофильных типов в составе названных родов. В странах с умеренным климатом растения, приверженные к значительно увлажненным местообитаниям, могут селиться либо в местах устойчиво обильного увлажнения, либо в местах, обильно увлажняемых в весеннее время водами, образующимися при таянии снегового покрова. Но последние местообитания, будучи благоприятными для поселения растений, нуждающихся в большой влажности субстрата, одновременно являются о х л а ж д е н н ы м и, по меньшей мере в пределах того времени, пока они отличаются обилием почвенной влаги. Отсюда неизбежность для занимающих их растений либо умерения потребностей во влаге при сохранении потребностей в более или менее повышенных температурах периода активной жизнедеятельности (по этому пути развития пошло большинство компонентов мезофильной травянистой растительности умеренного пояса), либо приспособления к вегетации в течение ограниченного периода времени в условиях обильного увлажнения, но при низких температурах почвенной воды, т. е. путь эфемеризации и криофитизации

одновременно. Ярким примером развития по последнему направлению, характерному для меньшинства травянистых растений умеренных стран. является общеизвестная *Caltha palustris* L..

Таким образом, одной из предпосылок формирования сугубо микротермных типов растений в условиях умеренного климата нам представляется не столь общее охлаждение его в той или иной стране, сколь установление такого хода сезонных явлений, при котором определенные типы местообитаний оказываются в течение более или менее значительного промежутка времени благоприятными для развития только растений, приспособившихся к питанию весьма охлажденной водой. Сходным путем приспособления является установление связей с участками, увлажняемыми ключевыми водами, неизбежно относительно холодными в странах с умеренным климатом. В таких условиях складывались, повидимому, некоторые древние типы рода *Cardamine*.[1]

В намеченной выше древнейшей группе крайне микротермных родов выработка собственно ореофильных линий имела место лишь как явление второстепенное. Но характерно, что связи с местообитаниями, охлаждаемыми более или менее обильными талыми водами, устойчиво удерживаются многими производными этих родов. Они присущи, например, большому количеству высокогорных и арктических *Ranunculus, Oxygraphis, Cardamine* типа *alpina—bellidifolia* и др. На примере одного из архаичнейших родов крестоцветных — *Macropodium* — мы видим, каким путем могло идти преобразование приспособившихся к локально охлажденным ключевыми и талыми водами местообитаниями растений умеренного пояса в растения криофильные, нивальные. Более примитивный по своей экологии сахалинский и приморский *M. pterospermum* Fr. Schm. обитает на горных склонах в поясе елово-пихтовых и каменно-березовых лесов, в основном вдоль горных ручьев, вода которых всегда холодна. Другой вид — саянский *M. nivale* (Pall.) R. Br. — представляет типично высокогорное растение, сохраняющее связь с местообитаниями, обильно накрываемыми зимою снегом, а летом увлажняемыми талыми водами. Общим обоим видам является приспособленность к питанию холодными водами и потребность в основательном укрытии снегом в зимнее время. Некоторые формы высокогорных *Ranunculus* и ряд других являются крайними криофитами и принадлежат к числу растений, наилучше приспособленных к условиям существования в высокогорных областях и в Арктике. Высокий

---

[1] Значение локально охлажденных местообитаний как пристанища микротермов должно особенно учитываться нами при обсуждении проблемы ранних связей между умеренными флорами северного и южного полушарий. Миграции таких типов, как *Caltha, Cardamine* sect. *Cardaminella*, примитивные мезофильные *Cruciferae*, давшие начало некоторым специфически южным типам этого семейства, осуществлялись, повидимому, ранее того времени, когда типично высокогорный рельеф Кордильерской системы создал более благоприятные предпосылки для миграций даже весьма микротермных форм через область, в которой преобладают условия устойчиво жаркого климата. В отношении указанных групп мы не имеем даже возможности ответить на вопрос, было ли тихоокеанское побережье Америки «путем», вдоль которого шло расселение к югу сложившихся первоначально на севере земного шара растений. Не исключается, что, например, миграции древних *Cardaminella* могли осуществляться и вдоль западных берегов Тихого океана, поскольку несомненно значительная изменяемость высотных соотношений в этой области делает допустимым предположение о большей слитности суши в отдаленном прошлом в тех частях ее, где сейчас она представлена дробными осколками. И важно учитывать, что возможность миграции растений типа *Cardaminella* отнюдь не предполагает в качестве предпосылки наличия сплошной пересекающей экватор высокогорной системы. Вполне достаточным для них было бы и наличие цепи более или менее сближенных друг с другом умеренных поднятий, связывающей области умеренного климата обоих полушарий.

уровень их приспособленности отражается и их широким распространением и обилием особей. Но самый характер, направление их приспособления остается в принципе тем же, каким обладали отдаленные предки этих форм, едва начинавшие приспосабливаться к обитанию в условиях некоторого охлаждения местообитаний по сравнению с таковыми большинства элементов окружавшей их флоры.

Несомненно, что основная масса современных ореофитов восходит своими историческими корнями не к намеченной выше экологической группе растений. Экология их вероятных предков должна была быть иной.

Само собой разумеется, что, выясняя пути возникновения крайних микротермов, мы предполагаем, что предками их были умеренно микротермные формы. Столь же очевидно, что растения собственно высокогорные (ореофиты) проходят в процессе своего становления «стадию» менее специализированных горных растений. Поэтому и условия жизни растений, которые могли исторически предшествовать высокогорным условиям и в которых формировались непосредственные предки ореофитов, мы с наибольшей вероятностью можем встретить в так называемом среднегорном поясе высоких гор или в горах умеренной высоты.

Одним из источников формирования высокогорной травянистой растительности несомненно являются элементы мезофильных луговых растительных группировок среднегорного пояса. Видное место в ряду их занимают обычно весьма пестрые по своему составу,[1] часто высокотравные субальпийские луга.

Приспособление к условиям краткого и прохладного лета, нередко к более или менее длительному охлаждению почвы талыми водами, наконец обитание на открытых, хорошо освещенных местах как бы подготовляет растения субальпийских лугов к возможному превращению в собственно высокогорные формы. И действительно, некоторые из типично высокогорных (альпийских) растений несомненно тяготеют к формациям субальпийского разнотравья как к исходной базе их формирования.

Таковы высокогорные центральноазиатские виды *Aconitum* (*A. rotundifolium* K. et K. и т. п.), *Delphinium* (*D. Brunonianum* Royle, *D. oreophilum* Huth. и др.), некоторые *Polygonum* (*P. hissaricum* M. Pop., *P. bistorta* s. l. и др.), различные *Geranium, Poa, Trollius, Gentiana* sect. *Coelanthe, Anemone narcissiflora* s. l. и др. По сравнению с типичными субальпийцами эти растения видоизменены в сторону большего ограничения их потребностей в тепле, уменьшения роста и т. д. Однако в общей массе альпийцев они выглядят относительно крупнорослыми, как бы выдавая этим формационные связи своих предков.

Как и следовало ожидать, в этой группе ореофитов формы, свойственные горам разных материков, будучи подобны друг другу по строению и облику, не обнаруживают в то же время прямых генетических связей между собой. Это легко объясняется тем, что преобразование субальпийских форм в альпийские происходило в различных высокогорных областях независимо друг от друга. Так, например, развитие высокогорных видов *Gentiana* секции *Coelanthe* специфично для гор Европы. Альпийские *Aconitum* и *Delphinium* выработались в горах Центральной Азии, но не возникли в других частях ареалов этих родов и т. д.

Установив наличие в составе собственно высокогорных (альпийских) флор элементов, генетически связанных с субальпийскими лугами, мы вы-

[1] Пестрота состава этих лугов является важной предпосылкой вероятности выделения из него тех или иных элементов, легче приспособляющихся к изменениям условий существования.

нуждены признать, что большинство типичных ореофитов не может быть выведено из элементов субальпийского разнотравья, как исторически предшествующих типов. К последним тяготеют или представители родов, вообще не сугубо характерных для высокогорных флор в узком смысле слова (такие, как *Delphinium, Anemone, Trollius*), или таких групп низшего систематического значения, к которым не принадлежит большинство высокогорных форм родов, для этих флор наиболее типичных. Так, в составе рода *Pedicularis* связи с субальпийским луговым комплексом обнаруживают преимущественно представители более дифференцированных групп, и большинство горнолуговых видов рода ни в какой степени не занимает промежуточного положения между его лесными и собственно высокогорными формами. В ряду *Gentiana* мы наблюдаем тенденцию к образованию низкорослых форм не только в альпийских условиях, но и среди горнолесных по преимуществу представителей секции *Pneumonanthe*. Растения типа *Coelanthe* никак не могут представляться нам образованием промежуточным между горнолесными и большинством альпийских *Gentiana*. В составе таких родов, как *Saxifraga* или *Draba*, мы вообще не находим луговых растений. Вообще не следует упускать из виду, что одно из свойств большинства ореофитов — низкорослость — могло складываться не только как приспособление к высокогорным условиям, но могло быть также и унаследованным от уже низкорослых предков. Но при этом от элементов субальпийского разнотравья это свойство не могло быть унаследовано. Это дополнительно ограничивает теоретическую возможность «выведения» многих ореофитов от субальпийских луговых предков. Довольно многие из менее дифференцированных современных представителей родов *Saxifraga, Pedicularis, Draba, Primula, Gentiana* и некоторых других, также более или менее характерных для высокогорных флор, будучи связаны с разными конкретными типами местообитаний, отнюдь не избегают лесного окружения. Они чужды густым высокоствольным лесам как таковым. Но соседство менее сближенных друг с другом деревьев само по себе не исключает возможности произрастания наших растений. Напротив, условия осветленного леса, столь часто наблюдаемые на склонах, у скал, вдоль сбегающих с гор ручьев и т. д., повидимому, не являются несовместимыми с процветанием некоторой части представителей рассмотренных родов. Но существование их исключается там, где лес замещается сомкнутым крупнотравьем. Условия развитого лугового травостоя во всяком случае больше противоречат требованиям этих растений, чем условия более или менее осветленного леса.

Поэтому предположение Дильса (Diels, 1910) о лесном прошлом таких родов, как *Primula* и др., в общей форме, повидимому, правильно. Но Дильс пошел слишком далеко, предположив, что исходными для формирования большинства ореофильных типов были лесные растения тенистых местообитаний. Прямым аргументом, обосновывающим это предположение, является наличие ограниченного количества весьма архаичных в морфологическом отношении форм *Primula, Chrysosplenium* и некоторых других родов, действительно обитающих в окружении тенистого леса. Но, во-первых, аргументы, относящиеся к родам типа *Chrysosplenium*, вообще не относятся непосредственно к разбираемой проблеме. Во-вторых, в ряду современных представителей таких ореофильных родов, как, например, *Draba*, не только вовсе нет тех теневых форм, которые толкали бы на приложение к ним гипотезы Дильса, но у нас нет оснований предполагать существование подобных форм и в прошлом, поскольку и родственные

связи этих групп усматриваются лишь с другими группами, также обнимающими растения открытых или во всяком случае осветленных местсобитаний. В-третьих, поскольку заранее исключается, что исходным типом того или иного полиморфного рода может быть какой-либо современный вид, само наличие отдельных архаичных форм определенного экологического облика не может служить доказательством, что этот облик в целом мог быть характерен не только для пережиточных, но и для исходных типов данного рода. Напротив, сохранение самых архаичных форм иногда даже более вероятно в условиях, чем-либо отличающихся от тех, в которых протекало развитие основных филетических линий каждого рода, ибо становление прогрессивных форм в рамках каждой из них было одновременно отрицанием возможности сохранения исходных морфологических типов.[1]

Все современные ореофиты «альпийского типа» являются не только растениями, приспособленными к существованию в условиях минимального и ограниченного кратким периодом времени тепла, но также и гелиофитами, пользующимися свободным доступом света ко всем их надземным частям.[2] И хотя определенные особенности растений, давших начало ореофитам, подвергались в процессе их преобразования более или менее значительному изменению, мы можем думать, что, наряду с ограниченной потребностью в тепле, приверженность к местообитаниям, обеспечивающим достаточное освещение, была унаследована по меньшей мере большинством ореофитов от их лесных третичных предков. Мы можем также предполагать, что эти отдаленные предки современных ореофитов были растениями низкорослыми, хотя, конечно, и не обладали еще той редуцированностью роста, которая характеризует наиболее прогрессивные типы высокогорных растений.

Все рассмотренные нами роды представляют образования довольно древние. Сложились они не одновременно, но все несомненно уже существовали как таковые в миоцене. Соответственно этому домиоценовое становление каждого из рассмотренных родов сомнений не вызывает. В этой связи надо напомнить, что все современные представители рассмотренных родов связаны своим существованием с условиями умеренного или более холодного климата. Форм с субтропической или тропической природой в их среде нет.[3] Не было таковых, надо думать, и в прошлом. Сообразно с этим и самое возникновение рассматриваемых нами родов надо связывать с условиями умеренного климата, а значит и с теми частями земной поверхности, где эти условия господствовали по меньшей мере с раннетретичного времени.

---

[1] Не надо также упускать из виду, что если для развития определенной группы растений характерны преобразования преимущественно в некотором определенном направлении, то это отнюдь не означает невозможности развития в любом другом. И в принципе более вероятно, что исходные типы того или иного рода не занимали крайней позиции в экологическом ряду форм, им объединяемых. В этих крайних формах (как теневые лесные *Primula*) мы скорее должны усматривать представителей «побочных» филетических линий, не прошедших в своем развитии преобразований, характеризующих основные прогрессивные группы, в силу того, что условия среды, к которым они (представители «побочных» линий развития) приспосабливались, были иными. Относительная архаичность их строения представляется при этом неизбежной.

[2] Помимо открытости альпийского ландшафта, это обусловлено и одноярусной структурой типично альпийских низкотравных группировок.

[3] Этому не противоречит проникновение большего или меньшего количества представителей рассмотренных родов в тропические широты (в качестве горных растений). Ибо обитание их там остается связанным с условиями умеренного (или даже холодного) климата определенных высотных поясов.

Соответствующее пространство было достаточно обширным, но, как мы видим, у нас нет оснований связывать ранние фазы развития ореофильных родов ни со всем его протяжением, ни со многими частями в частности. В большинстве случаев, прослеживая пути вероятных миграций и историю развития родов в целом, мы приходим к выводу о необходимости связать представление о первичном ареале рода с большей или меньшей частью древнеазиатской суши. На вероятных условиях развития предков современных ореофитов в ее пределах мы и сосредоточим свое внимание.

Значительная часть древнего Азиатского материка уже с очень отдаленного прошлого (верхний мел—эоцен) служила местом развития флор умеренного типа, характеризовавшихся преобладающим положением в их составе разнообразных (в общем, относительно теплолюбивых) листопадных деревьев. Сходное состояние растительности, с постепенным усилением роли более холодостойких типов, фиксируется для олигоцена и миоцена.

Думается, что в этом лесном окружении и должны были зарождаться микротермно-гелиофильные формы травянистых растений, явившихся филогенетическими предшественниками ореофитов. Но несомненно, что предпосылки их развития были не в равной мере налицо в разных частях области господства умеренных раннетретичных флор. На Крайнем Севере с его длительной, но, вероятно, умеренно холодной зимой и своеобразным «теневым» комплексом широколиственных форм, особенности строения которых обусловлены, повидимому, влиянием сильно облачных погод приморских пространств циклонической зоны, сочетание условий, которое могло бы способствовать образованию светолюбивой микротермной фракции флоры, едва ли могло иметь место. Условия влажного, облачного, скорее умеренно холодного, но отличавшегося очень ровным ходом температур климата третичной Арктики (ср. Толмачев, 1944) были очень благоприятны для развития крупнолиственных форм деревьев и кустарников и, вероятно, сопутствующего ему теневого крупно- и мелкотравья (типа *Delphinium—Aconitum* с одной, и *Chrysosplenium—Isopyrum* с другой стороны). Эти растения были связаны своим существованием с умеренно теплым или даже прохладным, но достаточно продолжительным и совершенно безморозным летом и представляли целостную, объединенную прочными ценотическими связями группу. Представители ее в большинстве своем были приспособлены, повидимому, к постепенному использованию того умеренного, но устойчивого тепла, которое доставляло им арктическое лето. Когда условия Арктики изменились в сторону общего похолодания, некоторая часть их мигрировала к югу, значительное же большинство, повидимому, вымерло, не оставив прямых потомков в современных флорах. Поэтому мы не находим в современной флоре Арктики представителей некоторых «аркто-третичных» родов травянистых растений, которые, наверно, обитали в олигоцене и миоцене в высоких широтах и обитают поныне в умеренном поясе.

В континентальных областях умеренного пояса вегетационный период и в третичное время был, очевидно, продолжительнее, чем в Арктике. Летние температуры должны были быть здесь значительно выше, в то время как зимы, хотя бы и в течение краткого периода, могли быть более суровыми. Следовательно, термические условия умеренного пояса были в целом более контрастны, чем у берегов Полярного бассейна. Очевидно, это относится как к году в целом, так и к той части его, в течение которой вообще преобладали положительные температуры. Едва ли можно себе

представить обширную внетропическую сушу типа древнего Ангарского материка без развития над нею зимнего антициклона, как и без развития муссонов, дующих у ее восточных и южных окраин. Но эти неизбежные в определенных географических условиях метеорологические явления имеют первостепенное значение для развития растительности страны, независимо от общего среднего уровня температур той или иной эпохи. И применительно к изучаемым нами вопросам особенное значение имеет тот характер перехода от холодного времени года к теплому, который свойствен типично континентальному и муссонному умеренным климатам.

В странах с климатом этого типа в зимнее время преобладают малооблачные погоды. С удлинением дня и усилением нагрева поднимающимся все выше над горизонтом солнцем довольно рано начинается разрушение (вообще маломощного) снегового покрова. Проталины появляются гораздо раньше, чем средние температуры достигают 0°. Затем в течение некоторого (довольно продолжительного) времени почва благоприятно экспонированных, непосредственно нагреваемых солнечными лучами мест днем хорошо прогревается, при низком еще вообще уровне температур воздуха. И лишь значительно позже общее потепление создает условия, вызывающие общее оживление растительной жизни. Таким образом, между холодным сезоном, исключающим возможность активной жизнедеятельности растений, и теплым, вполне благоприятным для нее, создается довольно продолжительная переходная фаза. Условия ее неблагоприятны для жизнедеятельности более требовательных в отношении тепла растений, так как тепло в течение ее незначительно, а главное неустойчиво. Но при обилии солнечного света (в нем находит свое выражение влияние зимнего антициклона, препятствующего развитию значительной облачности) и в общем спокойном в это время года состоянии атмосферы нагрев благоприятно экспонированных открытых участков земли в дневные часы может быть вполне достаточным для того, чтобы пробудить жизнь растений, не чувствительных к ночным заморозкам и имеющих корневые системы, развитые в поверхностных слоях почвы.

Неизбежным следствием такого хода метеорологических явлений оказывается расчленение флоры на сезонные экологические фракции, и, в частности, выделение морозоустойчивой «весенней флоры» гелиофитов-микротермов, развитие которой знаменует в странах умеренного пояса начало каждого вегетационного периода.

Естественно, что, чем длиннее «переходная фаза» между холодным и теплым временем года и продолжительнее эпоха, в течение которой определенная страна характеризуется более или менее устойчивым климатическим режимом, тем бóльшие предпосылки будут иметься для развития подобной «весенней флоры». Но реализация этих метеорологических предпосылок зависит и от некоторых чисто ботанических условий. Именно от фитоценотических условий зависит возможность для низкорослых гелиофитов использовать те частные условия климата, которые, будучи благоприятны для их развития, исключают таковое для большинства элементов данной флоры.

В обстановке сомкнутого вечнозеленого леса, будь то жестколистный лес субтропиков или темнохвойная тайга умеренного пояса, эти условия отсутствуют. В обстановке листопадного леса они имеются, и в тем большей степени, чем теплолюбивее древесные породы, образующие данное лесное насаждение. Нуждаясь для развития своей листвы в относительно высоком среднем уровне температур и в их устойчивости, эти деревья в тече-

ние некоторого времени не оказывают на обитаемую ими площадь того затеняющего влияния, которое является неизбежной функцией полога леса. Поэтому облесенное пространство выступает по характеру световых условий в течение некоторого отрезка времени как открытое местообитание для развития более низкорослых компонентов ценоза. Но именно это и является необходимой предпосылкой для развития низкорослых гелиофитов-микротермов, образующих «весенние флоры» умеренного пояса.

Нам кажется, что широколиственные (и смешанные, с преобладанием широколиственных пород) леса третичного времени, в частности леса умеренного севера Азии и пространств, примыкающих к ее восточному побережью, искони подверженных действию муссонов, должны были представлять среду, исключительно благоприятную для формирования богатой микротермной «весенней флоры». Ведущее положение в их составе занимали деревья, листва которых распускается относительно поздно (такие, как *Juglans, Ulmus, Quercus, Acer* и некоторые другие, отчасти еще более теплолюбивые типы), что, очевидно, не мешало их процветанию при наличии длительного и достаточно теплого лета. Но благодаря указанной особенности деревьев леса эти должны были представлять весною тип местообитания, весьма благоприятный для развития холодостойких светолюбивых травянистых растений, хотя бы и при отсутствии в области их господства собственно открытых местообитаний. Развитие листвы деревьев и вызываемое ею затенение почвы в летнее время ограничивало вместе с тем возможность развития под пологом леса сомкнутого травостоя из более теплолюбивых и не сугубо теневыносливых растений, существование которого, конечно, умаляло бы возможности поселения и процветания на тех же участках мелких «весенних» растений. И поскольку намеченные условия существовали в более или менее устойчивой форме в течение очень длительного времени, они не могли не вызвать к жизни отвечающие им растительные формы.

Таким образом, если развитие более теплолюбивых и одновременно светолюбивых травянистых растений (каковыми являются, например, очень многие растения степей и лугов) возможно лишь в условиях хотя бы частично безлесной страны, то лесное окружение не исключает вообще развития светолюбивых форм, если светолюбивость сочетается у них с ограниченной потребностью в тепле и с быстротой индивидуального развития. И нам кажется вероятным, что именно весенняя гелиофильно-микротермная «флора» области широколиственных и смешанных лесов третичного времени явилась одним из источников формирования тех групп растений, представители которых характерны, в частности, для высокогорных флор современности.

В изложенных выше соображениях о генезисе части элементов высокогорных флор мы затрагиваем давно обсуждаемый в ботанико-географической литературе вопрос об исторических связях, существующих между высокогорными растениями и рано цветущими растениями лесной (и отчасти степной) полосы. Наличие какой-то связи (а не только аналогии) между обеими группами в свое время привлекло внимание еще Энглера (Engler, 1879). Взгляд его на рано цветущие растения лесных флор Средней Европы как на элементы древней приледниковой флоры (*Glazialpflanzen*) получил свое развитие в еще более широком представлении о высокогорном происхождении ранневесенних растений наших лесных (в частности, неморальных) флор. В советской литературе соответствующие взгляды развивали В. Н. Любименко и Е. В. Вульф (1926), А. В. Кожев-

ников (1937), в новейшее время применительно к рано цветущим растениям лиственичных лесов — П. Л. Горчаковский (1948).

Наши соображения о генезисе рано цветущих элементов лесных флор более согласуются с точкой зрения Т. Т. Трофимова (1939) и Г. И. Дохман (1948), сделавших правильный вывод о первичности связей «ранневесенних» растений с неморальным комплексом и о невозможности их высокогорного («аркто-альпийского») происхождения. Надо только подчеркнуть, что отрицательное решение вопроса о высокогорном происхождении указанной группы растений не должно приводить к автоматическому отрицанию исторических связей между ними и элементами высокогорных флор. Связь эта реально существует, но совсем не в той форме, как это представлялось большинству авторов. Именно, не элементы холодостойкой высокогорной растительности «внедрились» когда-либо под пологом широколиственных и лиственичных лесов и образовали в них рано цветущую группу «весенних» растений, а, наоборот, искони связанная с условиями неморального комплекса и порожденная ими «весенняя фракция» третичных неморальных флор дала начало ряду элементов высокогорных флор, складывавшихся первоначально как продукт преобразования неморального флористического комплекса в связи с поднятием гор.

Естественно, что модернизированные представители издавна существующей «весенней неморальной флоры» процветают поныне в той обстановке, с которой было связано само становление этой биологической группы растений, — различных широколиственных и смешанных (с участием широколиственных пород) лесах. Естественно также, что эти (современные) рано цветущие лесные растения не имеют прямых генетических связей с высокогорными растениями.

Рассматривая данные, относящиеся к частной проблеме развития элементов высокогорных флор Голарктики, мы сталкиваемся с одной из имеющих очень широкое значение для исторической фитогеографии экологических закономерностей.

Приспособление растений к определенным термическим условиям, отличным от тех, в которых складывались приспособительные черты строения их предков, совершается в естественных условиях, повидимому, лишь с большим трудом и весьма медленно. Из всех связей растения со средой связь с определенными термическими условиями периода активной его жизнедеятельности выглядит наиболее прочной. Растение, генетически связанное с определенными условиями среды, довольно легко приспосабливается (в цепи последовательно изменяющихся дочерних поколений) к изменению условий времени года, на которое падает у него период покоя; сравнительно легко изменяет ритм развития, приспосабливаясь к тому, на какое именно время года приходятся благоприятные для его вегетации температуры; сравнительно легко вырабатывает приспособления к меняющимся условиям обеспечения влагой. Но, претерпевая все эти изменения, оно как бы стремится сохранить унаследованную от предков связь с определенными температурными условиями периода активной вегетации.[1] Поэтому при вековых преобразованиях климата растительный мир каждой данной страны легче реагирует, например, на изменения в количестве и ритме выпадения осадков формообразованием, приспособительным изменением своих исконных компонентов. Напротив, изменения кли-

---

[1] Конечно, и эта связь не абсолютно устойчива и потребности растений в тепле тоже меняются в процессе их филогенетического развития. Мы лишь оттеняем относительную устойчивость этой связи, больший консерватизм природы растения именно в данной плоскости.

мата, затрагивающие основные связи растения с тепловыми условиями вегетационного периода, чаще, повидимому, вызывают вымирание или миграции видов.[1]

Но вымирание определенных видов данной флоры (даже большинства их) не предполагает вымирания флоры как целого. И предпосылкой переживания части ее элементов при значительном изменении термических условий является неодинаковость потребностей в тепле растений, слагающих каждую данную флору. Предпосылкой же этой неодинаковости потребностей является прежде всего более или менее резкая дифференциация сезонных термических условий страны, порождающая как бы расслоение флоры на группы видов, приспособленные не к климату страны вообще (как он воспринимается нами и отображается обычными метеорологическими характеристиками), а к конкретным условиям какой-то определенной части года. Исторически теснейше связанные друг с другом, стоящие в разных конкретных связях с климатом страны, такие фракции флоры обретают совершенно разные потенции дальнейшего развития. И при известных изменениях условий каждая такая «сезонная фракция» флоры может послужить базой для формирования особой, новой флоры, часто в смешении с элементами какой-либо другой исходной флоры, легко вторгающимися на пространство, часть флоры которого находится в процессе вымирания.

Естественно, что само обособление подобных «сезонных фракций» в пределах некоторой флоры требует определенного, не везде и не всегда возможного сочетания условий. Основными из них являются: наличие более или менее длительного периода, вообще не исключающего по своей термике возможности вегетации растений; такое чередование термических (и прочих) условий в пределах того периода, при котором более или менее значительные промежутки времени исключаются из реального вегетационного периода определенной части видов данной флоры, благоприятствуя развитию других.

В зависимости от различного отношения компонентов каждой флоры к температурным условиям их родины мы можем подразделить флоры земного шара на две основных категории: гомотермные, весь состав которых приспособлен к более или менее единым термическим условиям, и гетеротермные, состав которых разделяется на фракции, приспособленные к частным термическим условиям отдельных сезонов. Последние должны обладать повышенными потенциями как в отношении частичного переживания их элементов при коренном изменении климатических условий родины, так и в отношении заселения их элементами территорий, отличных по своей общеклиматической обстановке от родины данной флоры.

Соответственно этому, чем более контрастны сезонные термические условия области данной флоры, тем большее количество ее элементов может стать элементами другой флоры, обитающей в иной общеклиматической обстановке, или пережить на месте значительные общеклиматические изменения.

Думается, что сделанное отступление поможет разобраться в сущности тех ботанико-географических закономерностей, с которыми мы непосредственно столкнулись в процессе нашего исследования. В частности, становится понятным, почему исходными для формирования элементов высоко-

[1] Климатически обусловленные миграции представляют, по существу, не что иное, как вымирание вида в определенной части его ареала при одновременном распространении на ранее не занятую им территорию.

горных флор оказываются преимущественно флоры умеренных континентальных областей.[1]

Ни выровненный в отношении хода температур в течение лета климат приморских областей третичной Арктики, ни тем более ровный климат экваториальных областей не создают предпосылок для формирования растений, легко поддающихся превращению в элементы высокогорных флор. Напротив, такие предпосылки имелись на протяжении весьма длительного времени в умеренных широтах, в частности в умеренной Азии.[2]

Наряду с чисто климатическими предпосылками, в умеренных широтах Азии в течение всего времени с конца мелового периода и по меньшей мере по миоцен включительно имелись и биоценотические условия, благоприятные для образования мезофильно-микротермной фракции флоры: пестрота состава лесов, определяющая разнообразие узко локальных условий в пределах облесенной территории; листопадность большинства деревьев-лесообразователей и значительная их термофильность, вызывающая задержку распускания листвы весною и затягивание периода с незатененным состоянием почвы; наличие в составе флоры достаточного количества умеренно микротермных травянистых растений, могущих служить основой для выработки крайне микротермных типов. Наконец, наличие более или менее выраженного уже с дотретичных времен рельефа также не могло не благоприятствовать развитию этой флоры, вызывая как некоторую дифференцировку ее в связи с разной природой высотных растительных поясов, так и разнообразие конкретных типов местообитаний — наличие различно экспонированных и разной крутизны склонов, скал и т. д. Все эти условия, вероятно, и создавали обстановку, в которой развивались в пределах умеренного пояса на древней азиатской суше первобытные представители таких родов, как *Pedicularis, Saxifraga, Primula,* не являвшиеся еще высокогорными растениями.

Мы не думаем, что азиатские лесные флоры ранне-(средне-)третичного времени отличались тем обилием представителей рассматриваемых нами родов, которое характерно для современных высокогорных флор. При очевидно прогрессивном характере множества высокогорных видов, развившихся в условиях уже обновленной горообразованием среды, в подобном допущении и нет надобности. Но зато есть все основания для предположения, что некоторые элементы третичной неморальной «весенней флоры» Азии пользовались широким распространением в пределах суши, являвшейся их родиной. Обширными ареалами должны были, в частности, обладать исходные типы целого ряда секций, объединяющих в настоящее время всецело или преимущественно высокогорные формы. Очевидно, эти не высокоспециализированные растения не были

---

[1] Области с муссонным климатом тяготеют к континентальным по характеру условий, имеющих значение для развития растений рассматриваемых нами категорий.

[2] Контрастные термические условия областей с типичным субтропическим климатом также определяют гетеротермность их флор. Она выражается здесь, в частности, в развитии микротермной фракции флоры преимущественно из мезофильных однолетников — эфемеров. Но последние (прежде всего из-за своей однолетнести) могут лишь в редких случаях становиться ореофитами, несмотря на очень умеренные потребности в тепле, необходимом для их развития. В более континентальных субтропических областях довольно видное место в составе их «весенних флор» занимают эфемероиды — многолетники, также являющиеся мезофитами. Они несомненно более пригодны для выработки из них ореофильных типов. И действительно, в высокогорных флорах субтропических районов нагорной Азии (например, в Таджикистане) мы наблюдаем довольно значительное количество типично высокогорных растений, генетически связанных с эфемероидной растительностью не высокогорных субтропических областей. Таковы, в частности, высокогорные виды *Gagea, Allium* и некоторые другие растения.

особенно тесно связаны с какими-либо локализованными типами местообитаний, благодаря чему они могли распространяться в довольно разнообразной географической обстановке.

Распространение рассматриваемых нами групп низкорослых многолетников — микротермов-гелиофитов — в Европу осуществилось, вероятно, в миоцене, вместе с распространением всего «аркто-третичного» флористического комплекса.[1] Более раннее их присутствие в Европе, служившей еще в олигоцене пристанищем флор полтавского типа, маловероятно. В горах, существовавших уже в миоцене, могли тогда сложиться более специализированные горные представители азиатских по своему происхождению родов. В основном же в плиоцене, с поднятием основных горных хребтов альпийской системы, началось развитие отсутствовавших ранее в Европе высокогорных формаций и произошла переработка элементов прошлой неморальной «весенней флоры» в автохтонные высокогорные растения.

Но если история возникновения и распространения «праореофильных» типов растений и возможного пути превращения их в собственно ореофиты представляется в какой-то степени выясненной, то существуют еще связанные с историей этих групп растений вопросы, пока не получившие сколько-нибудь удовлетворительного освещения. Так, почему неспецифически высокогорные формы из состава преимущественно высокогорных родов исчезли почти нацело в невысокогорных областях Евразии и Америки; почему распространение как этих родов в целом, так и в особенности отдельных секций их приобрело прерывистый характер; почему прогрессивному развитию многочисленных производных праореофильных типов в различных высокогорных областях противостоит очевидная деградация их на обширных негорных пространствах умеренного пояса, а не параллельное прогрессивное же их развитие?

Искать причины этих явлений в происшедших в плиоцене и четвертичном периоде дальнейших изменениях климата умеренных и высоких широт невозможно. Напротив, можно было бы думать, что представители наиболее непритязательной в отношении тепла фракции древних неморальных флор окажутся в числе наиболее приспособленных к новым (изменившимся в сторону общего похолодания) климатическим условиям. Этого, однако, не произошло. И мы склонны видеть причину этого в том, что развитие растений протекает не только в определенной зависимости от изменения собственно физико-географических условий, но и от обусловливаемых последними изменений характера растительного покрова, т. е. от изменяющихся фитоценотических условий. Изменение же характера растительности всего Севера, вызванное плиоценовым похолоданием, было, очевидно, неблагоприятным для переживания растений того типа, о котором идет речь.

В течение плиоцена коренным образом изменился состав и общий характер лесов умеренного пояса. На смену пестрым по своему составу смешанным лесам аркто-третичного типа приходят формации более однородного состава, образованные менее притязательными в отношении тепла древесными породами. Положение господствующего, зонального типа

---

[1] Хотя в миоценовых флорах Средней Европы и представлен ряд видов, обитавших раньше в европейской Арктике (например, *Taxodium distichum miocenum*), но характерные для последней крупнолиственные формы в Европу не распространились. Поэтому более логично связывать европейские миоценовые флоры с тургайскими флорами умеренной Азии (олигоценовыми), нежели с синхронными этим последним или еще более древними флорами Арктики.

растительности на севере Евразии и Америки занимает темнохвойная тайга. С распространением ее основные пространства умеренного севера оказались непригодными для произрастания тех растений, из которых складывалась наша гипотетическая третичная (в частности, миоценовая) неморальная весенняя флора. Ибо тайга с ее значительным и постоянным затенением почвы, долгим сохранением снегового покрова под пологом леса весною (условиями, благоприятными для развития мохового ковра и теневыносливых и нехолодостойких папоротников, кустарничков и трав) является наиболее мощным антагонистом растений того типа, какими были компоненты этой весенней флоры.

В собственно таежном окружении могли удержаться лишь немногие теневыносливые представители рассмотренных нами родов (например, некоторые *Saxifraga* из серии *Punctatae*). Другие были оттеснены на места, ставшие пристанищем менее тенистых интразональных растительных группировок (например, некоторые *Pedicularis*). Но и в тех из них, где удержалось господство лиственных (листопадных) деревьев, изменение условий не благоприятствовало процветанию богатой «весенней флоры». В частности, замещение более теплолюбивых широколиственных пород ограниченным набором мелколиственных форм (береза, ольха, ивы), нуждающихся в меньшем тепле для пробуждения своей жизнедеятельности, привело к тому, что промежуток между наступлением срока, благоприятного для начала развития весенних гелиофитов-микротермов, и появлением затеняющего почву полога листвы заметно сократился.[1] Возможно, что и развитие крупнотравья на осветленных участках, в частности в речных долинах, также оказало неблагоприятное влияние на представителей гелиофильно-микротермной весенней фракции неморальных флор. В тех континентальных областях, где происходило замещение смешанных лесов все более распространявшейся степной растительностью, смогли удержаться лишь некоторые (естественно, изменявшиеся при этом) представители весенней неморальной флоры. Такими ее производными являются, очевидно, лугово-степные формы *Adonis* (Дохман, 1948), *Pulsatilla* и пр. Но для сугубо мезофильных растений типа *Saxifraga, Primula* и др., не склонных, в частности, к развитию глубоко проникающих в почву корневых систем, степное окружение оказалось, повидимому, слишком неблагоприятным.

Несколько лучшими, в смысле возможности переживания неморальной весенней флоры, были, очевидно, условия дубовых лесов Европы. И, наконец, лучше всего элементы ее смогли сохраниться в смешанных лесах Восточной Азии и востока Северной Америки, современные «весенние флоры» которых в известной степени воспроизводят перед нами картину древних неморальных весенних флор.

С другой стороны, некоторая часть элементов последних была, очевидно, спасена от вымирания теми преобразованиями растительности, которые совершались в наиболее континентальных по своим условиям областях северной Азии, сперва, вероятно, на более или менее ограниченных, а затем на все более обширных пространствах. Это — развитие и распространение «светлой» лиственичной тайги. В отношении обусловленности

[1] В настоящее время в долинах южной части о. Сахалина, например, развитие листвы таких деревьев, как *Juglans Sieboldiana* Max., *Fraxinus mandschurica* Rupr., запаздывает недели на 3 по сравнению с таковым местных берез, ив и ольхи. Нечто подобное можно наблюдать и в других районах востока Азии (очевидно, также и в Америке), где растения, сходные с эдификаторами третичного смешанного леса, обитают бок о бок с мелколиственными деревьями современного северного типа.

ее существования определенным комплексом физико-географических условий лиственичная тайга является наиболее полной противоположностью смешанным лесам третичного времени. Но редкостойность лиственичных насаждений и листопадность основного лесообразователя создают в ней условия развития травянистых растений, в известной мере сходные с таковыми смешанного третичного леса в период до полного распускания листвы его деревьев. Количество тепла, необходимого для процветания лиственицы, гораздо меньше, чем требуемое широколиственными породами; выносливость к зимнему холоду — несравненно выше. Но эти отличия, с которыми связано широкое распространение лиственичных лесов в настоящее время (и, повидимому, еще более широкое в одну из недавних эпох), не имеют существенного значения при оценке свойств леса как местообитания растений изучаемого нами типа. Конечно, весенние микротермы развиваются в современном лиственичном лесу в более поздние календарные сроки, чем в смешанном лесу третичного времени. Они используют для своего развития относительно бо́льшую часть ставшего менее продолжительным вегетационного периода. Но самый характер их приспособлений остается в достаточной степени отвечающим новым условиям существования. И действительно, область лиственичных лесов Восточной Сибири служит и в настоящее время пристанищем отдельных «горных» форм *Saxifraga, Pedicularis* и др., удерживающихся здесь в лесном окружении, порою вне связи со специфически горными условиями. Той резкой противоположности, которая характеризует современные отношения между лесными и высокогорными флорами в Средней Европе, на Кавказе, даже в более западных районах Сибири, в Восточной Сибири не существует. Таким образом, при всем различии экологии основных эдификаторов именно лиственичная тайга оказывается в определенных отношениях формацией, лучше других современных лесов воспринимающей элементы третичной неморальной флоры и обеспечивающей возможность дальнейшего их развития.

Изложенная выше гипотеза не претендует на полное и всестороннее объяснение условий становления, распространения и частичной последующей деградации ареалов «объединяющей» группы родов высокогорных флор Голарктики. Против принятия ее в качестве универсальной схемы объяснения истории ореофильных родов мы заранее предостерегаем. В ней намечен лишь один из важных процессов развития элементов флор, связанных генетически с древним аркто-третичным флористическим комплексом. И мы должны еще раз подчеркнуть, что преобразование его производных в криофильные растения высокогорных и высокоширотных областей осуществлялось различными путями и происходило в разное время и в разных частях обширной территории, служившей пристанищем единообразных по некоторым основным чертам своего облика, но многоликих в других отношениях флор аркто-третичного типа.

Мы уже видели, что пути становления ореофильных представителей некоторых других родов должны были быть иными, чем обрисованные выше. Такова, с одной стороны, кажущаяся нам наиболее давно ставшей на путь частичной криофитизации группа родов — *Carex, Cardamine, Ranunculus, Caltha* и др. Такова, с другой стороны, группа элементов лесного и горнолугового крупнотравья (*Aconitum, Delphinium, Gentiana. — Coelanthe* и др.). Наша сборная, разнородная в деталях группа представляет по меньшей мере третий тип развития крайне микротермных типов на базе умеренно микротермных элементов аркто-третичных флор.

Из родов, непосредственно нами не рассматривавшихся, преимущественно восточноазиатский род *Corydalis* представляет собой, повидимому, явление, очень близкое к изученным нами, но более рецентное. На его примере мы видим известное подобие хода исторического развития группы растений тому, что характеризует, например, *Primula*, но застаем соответствующий процесс как бы на более ранней стадии. С другой стороны, история такого характерного для высокогорных флор Евразии (но не для Арктики и не для Америки) рода, как *Leontopodium*, будучи ограничена во времени, очевидно, меньшим сроком, чем, например, история *Draba* или *Saxifraga*, может рассматриваться как лишь в более ограниченной степени повторяющая историю наших родов. И становление *Leontopodium* связано, несомненно, с лесным ландшафтом, однако не с неморальным комплексом, но, повидимому, с интразональными сосновыми лесами Восточной Азии (Handel-Mazzetti, 1926). Широкое же распространение рода осуществлялось, очевидно, в значительной мере после отрыва его от лесной среды. На примере истории этого рода мы сталкиваемся с флорогенетическими связями между высокогорными областями и степными формациями нагорной Азии. Нечто сходное усматривается и в истории распространенной в основном более северно аркто-альпийской секции *Scapiflora* рода *Papaver*. Принадлежа к роду средиземноморскому по преимуществу, секция эта несомненно ангарского происхождения. Но и становление ее и последующее распространение ее представителей целиком связано с открытыми ландшафтами или открытыми местообитаниями в рамках преимущественно облесенных территорий. Условия распространения и современные формационные связи в известной степени сближают *Leontopodium* и *Papaver—Scapiflora*, хотя характер их ареалов различен, как, несомненно, различна и родина (а также первобытная формационная приуроченность) обеих групп.[1]

Большой интерес для освещения истории высокогорных и высокоширотных флор Голарктики представляет изучение участвующих в их образовании кустарников и кустарничков. Из них род *Rhododenron* особенно привлекал внимание исследователей флоры Альп в силу известного сходства его распространения (или, правильнее сказать, отношения рода к флорам гор Северной Европы) с таковым нашей «объединяющей» группы ореофитных родов. Но детальное рассмотрение распространения и формационных связей рода *Rhododenron* заставляет воздержаться от приложения к нему многих из тех выводов, которые были сделаны нами в отношении травянистых растений, занимающих подобную *Rhododendron* позицию в составе флоры некоторых высокогорных областей. Что касается до большинства других кустарников и кустарничков, характерных для высокогорных флор Голарктики, то очевидное несходство истории их становления и расселения с таковой рассмотренной нами группы родов выявляется значительно легче. Достаточно напомнить, что в составе флоры Альп они представлены в основном аркто-альпийскими формами, очевидно проникшими в Среднюю Европу с севера не ранее ледникового периода. Изучение ареалов и филогенетических связей таких родов, как *Diapensia, Cassiope, Dryas* и др., как и особенностей их экологии, заставляет думать, что история их становления и географического распространения была существенно иной, чем у всех подвергнутых выше более детальному рас-

[1] В некоторых чертах истории рода *Leontopodium* и особенно *Papaver* sect. *Scapiflora* мы можем усмотреть черты сходства с историей определенных групп полыней (ср. Крашенинников, 1943, 1946).

смотрению родов. Очевидно и то, что роды эти не тяготеют ни к одной из других намеченных выше, попутно с рассмотрением основных объектов нашего исследования, групп травянистых растений Голарктики. Воздерживаясь сейчас от изложения наших соображений в отношении генезиса высокогорных кустарников и кустарничков, мы рассчитываем развить их в другом, специально им посвященном исследовании.

ЛИТЕРАТУРА

Бобров Е. Г. (1936). История и систематика рода *Corylus*. Сов. бот., № 1.

Буш Н. А. (1952). О берингийцах из рода *Cardamine*. Ареал, № 1.

Вульф Е. В. (1944). Историческая география растений. История флор земного шара. М.—Л.

Гончаров Н. Ф. (1944). Астрагалы СССР. Сов. бот., № 6.

Горчаковский П. Л. (1948). Синузия весенних раноцветущих растений в горных лиственичных лесах Сибири. Докл. АН СССР, т. LX, № 3.

Гроссгейм А. А. (1948). Растительный покров Кавказа. М.

Гроссгейм А. А. (1952). Род *Gentiana*. Флора СССР, т. XVIII, изд. АН СССР.

Дохман Г. И. (1948). К экологии видов рода *Adonis*. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., нов. сер., отд. биолог., т. LIII, № 2—3.

Кожевников А. В. (1937). Некоторые закономерности сезонного развития растительных ассоциаций. Уч. зап. Моск. Гос. унив., вып. II (биология).

Краснов А. Н. (1888). Опыт истории развития флоры южной части Восточного Тянь-Шаня. Зап. Геогр. общ., т. 19, СПб.

Крашенинников И. М. (1943). Древнеангарские и древнеберингийские элементы рода *Artemisia* во флоре советской Арктики. Сов. бот., № 5.

Крашенинников И. М. (1946). Опыт филогенетического анализа некоторых евразиатских групп рода *Artemisia* L. в связи с особенностями палеогеографии Евразии. Мат. по ист. флоры и раст. СССР, вып. II.

Криштофович А. Н. (1930). Основные черты развития третичной флоры Азии. Изв. Гл. бот. сада, т. XXIX, № 3—4.

Криштофович А. Н. (1941). Палеоботаника. Изд. 3. М.—Л.

Кузнецов Н. И. (1894). Подрод *Eugentiana* Kuzn. рода *Gentiana* Tourn. СПб.

(Кузнецов Н. И.) Kuznetsow N. (1904). Subgenus Eugentiana Kuzn. generis *Gentiana* Tourn. Acta Horti Petrop., vol. XV, 1—3.

Кузнецов Н. И. (1909). Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции. Зап. Акад. Наук, сер. VIII, физ.-мат. отд., т. XXIV, № 1.

Любименко В. Н. и Е. В. Вульф (1926). Ранние весенние растения.

(Максимович К. И.) Maximowicz K. (1870). *Rhododendreae* Asiae Orientalis. Mém. Acad. Sci. St.-Petersb., t. XVI, № 9.

(Максимович К. И.) Maximowicz K. (1877). Diagnoses plantarum novarum asiaticarum, I. Bull. Acad. Sci. St.-Petersb., vol. XXIII.

Овчинников П. Н. (1941). *Sibbaldia tetrandra* Bge. и вопрос о происхождении криофильной растительности Средней Азии. Сов. бот., № 1—2.

Попов М. Г. (1947). К истории развития флоры (флорогенезу) Украины. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол., т. 52, № 1.

Пояркова А. И. (1933). Ботанико-географический обзор кленов СССР в связи с историей всего рода *Acer*. Тр. БИН АН СССР. Флора и систем. высш. раст., т. I.

Сушкин П. П. (1928). Высокогорные области земного шара и вопрос о родине первобытного человека. Природа, № 3.

Толмачев А. И. (1932). Флора центральной части Восточного Таймыра, I. Труды Полярн. комисс. АН СССР, вып. 8.

Толмачев А. И. (1938). *Draba*. Флора СССР, т. VIII.

Толмачев А. И. (1944). Об условиях существования третичных флор Арктики. Бот. журн., т. XXIX, № 1.

Толмачев А. И. (1948). Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов северного полушария. Бот. журн., т. XXXIII, № 2.

Толмачев А. И. (1949). Наблюдения над *Cousinia Fedtschenkoana* C. Winkl. и некоторые вопросы генезиса нагорных ксерофитов Средней Азии. Бот. журн., т. XXXIV.

Толмачев А. И. (1957). К истории развития и географического распространения рода *Draba* L. Ботан. журн., т. XII, № 9.

Трофимов Т. Т. (1939). К вопросу о ритме развития ранневесенних растений. Н.-метод. зап. Гл. упр. заповедн., вып. V, М.
Федоров Ан. А. (1942). Альпийские ковры Кавказа и их происхождение. Изв. Арм. фил. АН СССР, № 9—10.
Федоров Ан. А. (1952). История высокогорной флоры Кавказа в четвертичное время как пример автохтонного развития третичной флористической основы. Мат. по изуч. четвертичн. периода, вып. 3.
Юзепчук С. В. (1929). К систематике рода *Dryas* L. Изв. Гл. бот. сада, т. XXVIII, № 3—4.
Bonati G. H. (1918). Le genre Pedicularis L. Nancy.
Braun-Blanquet J. (1923—1924). Über die Genesis der Alpenflora. Verh. Naturf. Ges. Basel. Bd. XXXV.
Cheeseman T. F. (1906). Manual of the New Zealand flora. Wellington.
Christ H. (1867). Ueber die Verbreitung der Pflanzen der alpinen Region der europäischen Alpenkette. Denkschr. Schweiz. Ges. Naturw. Bd. XXII.
Christ H. (1885). La flore de la Suisse et ses origines. Bâle.
Cockerell T. D. (1906). The alpine flora of Colorado. Amer. naturalist. XL. Boston.
Darwin Ch. R. (1859). The origin of species.
Diels L. (1904). Die hochalpinen Floren Ost-Asiens. Festschr. Feier d. 70. Geburtstages v. P. Ascherson. Leipzig.
Diels L. (1905). Beiträge zur Flora des Tsin ling schan und andere Zusätze zur Flora von Zentral-China. Bot Jahrb., XXXVI, Beibl. 82.
Diels L. (1910). Genetische Elemente in der Flora der Alpen. Bot. Jahrb., XLIV, Beibl. 102.
Diels L. (1914). Diapensiaceen-Studien, ibid., L. Supplement-Band.
Diels L. (1930). Ein Beirtag zur Analyse der Hochgebirgs-Flora von Neu-Guinea, ibid., LXIII.
Ekstam O. (1897). Einige blütenbiologische Beobactungen auf Novaja Semlja. Tromsö Mus. Aarsh., XVIII.
Ekstam O. (1898). Einige blütenbiologische Beobachtungen auf Spitsbergen, ibid., XX.
Engler A. (1879—1882). Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengebiete seit der Tertiärperiode. I, 1879, II, 1882.
Engler A. (1892). Ueber die Hochgebirgsflora des tropischen Afrika. Berlin.
Engler A. (1904). Ueber das Verhalten einiger polymorpher Pflanzentypen der nördlichen gemässigten Zone bei ihrem Uebergang in die afrikanischen Hochgebirge. Festschr. z. P. Ascherson's 70. Geburtst.
Engler A. (1905). Grundzüge der Entwicklung der Flora Europas seit der Tertiärzeit. Bot. Jahrb., XXXVI, Beibl. 81.
Engler A. (1916). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hochgebirgsfloren erläutert an der Verbreitung der Saxifragen, Abh. Preuss. Akad. Wiss., Phys.-math. Kl.
Engler A. und E. Irmscher (1916, 1919). *Saxifragaceae. Saxifraga.* Das Pflanzenreich, Hf. 67, I, 1916; II, 1919.
Fedde F. (1905). Die geographische Verbreitung der *Papaveraceae*. Bot. Jahrb., XXXVI, Beibl. 81.
Forbes E. (1847). On the connection between the distribution of the existing fauna and flora of the British Isles and the geological changes which had affected their area. Mem. Geol. Surv., I.
Gams H. (1933). Der tertiäre Grundstock der Alpenflora. Jahrb. Ver. Schutze Alpenpflanz., V.
Gilg E. (1907—1908). Ueber die Verwandschaftsverhältnisse und die Verbreitung der amerikanischen Arten der Gattung *Draba*. Bot. Jahrb., Bd. XL, Beibl. 90.
Handel-Mazzetti H. (1926). Systematische Monographie der Gattung *Leontopodium*. Beih. Bot. Centralbl., Bd. XLIV, 2. Abt.
Heer O. (1884). Ueber die nivale Flora der Schweiz. Denkschr. Schw. Ges. Naturw. XXIX.
Hooker J. D. (1862). Outlines of the distribution of arctic plants. Transact. Linn. Soc. XXIII.
Jerosch M. Ch. (1903). Geschichte und Herkunft der schweizerischen Alpenflora. Leipzig.
Li H. L. (1948—1949). A Revision of the Genus Pedicularis in China. Proc. Ac. Nat. Sc. Philadelphia, vol. 100, 101.
Li H. L. (1951). Evolution in the Flowers of Pedicularis. Evolution, v. V, № 2.
Limpricht W. (1924). Studien ueber die Gattung *Pedicularis*. Rep. spec. nov. regni veget., XX.
Pax F. (1889). Monographische Uebersicht ueber die Arten der Gattung *Primula*. Bot. Jahrb., X.

Pax F. und R. Knuth (1905). *Primulaceae*. Pflanzenreich, IV, 237.
Prain D. (1890). The species of *Pedicularis* of the Indian Empire and its frontiers. Calcutta.
Rapaics R. (1906). Die Pflanzengeographie der Gattung *Aconitum*. Beibl. Növenytani Közlemények.
Rikli M. (1916). Zur Kenntniss der arktischen Zwergstrauchheiden. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich, LXI.
Scharfetter R. (1929). Ueber die Entstehung der Alpenflora. Bot. Jahrb., Bd. LXII.
Schulz O. E. (1903). Monographie der Gattung *Cardamine*. Bot. Jahrb., Bd. XXXII
Schulz O. E. (1927). *Cruciferae* — *Draba* et *Erophila*. Das Pflanzenreich, IV, 105.
Schulz O. E. (1936). *Cruciferae* in Engler—Harms, Natürl. Pflanzenfam., 2. Aufl.
Smith W. W. and G. Forest (1929). The sections of the genus *Primula*. Journ. Hortic. Soc., LIV.

Сахалинский филиал АН СССР

В. Н. ВАСИЛЬЕВ

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА И ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ

ВВЕДЕНИЕ

Работа над вопросами происхождения флоры и растительности любой страны или области должна идти по трем различным дополняющим и, до известной степени, контролирующим друг друга направлениям. Только используя все эти методы исследования во взаимной увязке друг с другом, можно дать обоснованную картину истории развития растительности любой области. Первый из этих методов — метод флорогенетического анализа современного растительного покрова. Пользуясь им, мы сможем определить элементарный состав флоры по группам составляющих ее видов, выявить основные направления путей ее исторического развития.

Каждая естественно сложившаяся флора любой цельной в физико-географическом отношении области состоит из различных элементов, отличающихся друг от друга возрастом, географическим распространением, экологическими и фитоценотическими особенностями, ролью в сложении современного растительного покрова и филогенетическими связями. Поэтому как бы она ни казалась нам на первый взгляд целостной и монолитной, эти качества мы должны рассматривать как качества более позднего происхождения, выработавшиеся в результате взаимного приспособления видов друг к другу и к внешним условиям. Каждый флорогенетический элемент представляет определенный этап и в то же время эколого-географическое направление в развитии флоры и растительности данной области. Каждому этапу развития флоры любой области может соответствовать несколько синхронно сложившихся флорогенетических элементов. Поэтому первой задачей при анализе состава ее флоры является расчленение последней на возрастные и экологические группы, а потом уже выявление их фитоценотической роли, систематических связей и биоэкологических свойств. В особом положении находится вопрос о систематических связях, которые, по существу, должны лежать в основе определения возраста и путей расселения каждого элемента флоры. Чем древнее какой-либо флорогенетический элемент, тем он содержит меньшее количество видов, так как с возрастом виды выпадают один за другим, и, следовательно, тем меньшую играет он фитоценотическую роль. Вместе с этим такого рода элементы приурочены к местообитаниям, в наибольшей степени сохранившим черты физико-географических условий прошедших эпох. И, наоборот, чем моложе данный элемент флоры, тем, при прочих равных условиях, он многочисленнее в видовом, разнообразнее в биоэкологическом отношении и играет бо́льшую фитоценотическую роль. Древние элементы, занимающие в современном растительном покрове лишь отдельные ниши, представляют, несомненно, лишь осколки древних,

некогда богатых флор. Эти элементы при изучении и анализе их на широком историко-географическом и ботанико-географическом фоне, в связи с их систематическими связями, дают указания на определенные этапы истории развития флоры и растительности страны, ее древних, менявшихся на протяжении геологической истории аспектов.

Большую роль в формировании современных флор северной Евразии играло постепенное охлаждение климата в плейстоцене, оказавшее сильное влияние на древние третичные флоры.

Видоизмененные на протяжении плейстоцена флора и растительность Восточной Сибири (вернее третичные остатки), приспособились к новой обстановке, совершенно изменили общий облик и тем более формационный состав. Эта флора в основном молодая, элементы которой по своему возрасту не выходят за пределы начала плиоцена.

Совершенно иную картину представляет флора и растительность области дальневосточных смешанных лесов. Она не только сохранила в своем составе основные компоненты третичной флоры смешанных широколиственных листопадных лесов и их ценозы, но и до сих пор хранит представителей меловой и палеогеновых флор, образующих в недрах ее небольшие, но разнообразные группы, биоэкологические особенности которых помогут нам восстановить некоторые древнейшие этапы развития растительности Дальнего Востока.

Второй метод изучения истории развития флоры основан на монографической обработке различных систематических групп (родов, семейств и пр.). Этот метод был блестяще использован В. Л. Комаровым в решении вопроса о происхождении флоры Монголии и Китая (1908—1909). Он дает более надежные, по сравнению с предыдущим, выводы, но весьма трудоемок. Последнее обстоятельство представляло бы значительный минус для предполагаемой работы, если бы совершенно отсутствовали подобного рода монографии. К счастью, к настоящему времени имеется ряд прекрасных работ в этой области, пользуясь которыми, можно прийти к надежным выводам. При современном состоянии научных знаний, при наличии монографических обработок различных систематических групп этот метод является основным, особенно при отсутствии полной палеонтологической летописи.

Наконец, третьим методом является метод палеонтологический. При наличии богатого и достоверного материала этот метод был бы надежнее обоих первых, так как он вскрывает шаг за шагом этапы развития растительности в прошлом в связи с изменением всей географической среды. Но, к сожалению, в огромнейшем большинстве случаев мы еще не обладаем такого рода материалами. Чаще всего в нашем распоряжении имеются только отдельные фрагменты палеонтологической летописи. Это положение в полной мере относится к интересующим нас областям: Восточной Сибири и Дальнему Востоку. Поэтому тем более необходима координация всех методов исследования: флорогенетического, монографического и палеонтологического. При выяснении истории развития растительности разумеется нельзя пренебрегать данными палеогеографии, палеозоологии и геологии. Недооценка их может привести к грубейшим ошибкам и выводам, не соответствующим действительности.

I. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЮЖНОЙ ЧАСТИ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

Флорогенетические элементы области третичных дальневосточных лесов

К числу древнейших элементов флоры южной части Дальнего Востока в первую очередь необходимо отнести ряд представителей папоротникообразных и мхов. Некоторые из них как родовые группы по своему возрасту восходят по крайней мере к меловому периоду, а как виды, очевидно, к середине третичного.

1. Из папоротников интересную, весьма древнюю группу образуют *Osmunda cinnamomea* L. и *Athyrium rubripes* Kom. Исследования на юге Приморского края (долина р. Супутинки) в 1947 г. И. В. Грушвицкого показали, что оба эти папоротника, произрастающие на влажных, весною, вероятно, переувлажненных, почвах, под пологом мезофильных долинных лесов, имеют, кроме обыкновенных корней, воздушные, направленные кверху, как у представителей формации мангровых. Трудно пока сказать что-нибудь определенное относительно роли воздушных корней этих папоротников в настоящее время. Может быть весной, когда почвы долин бывают насыщены и пересыщены водой, а местами последняя, может быть, выступает даже на поверхность, эти органы выполняют функции, аналогичные воздушным корням мангровых. Но несомненно, что эти органы некогда играли в жизни названных папоротников, а возможно, и некоторых других травянистых растений, произрастающих совместно с ними (здесь нужны дополнительные исследования), более важную роль. Воздушные корни *Athyrium rubripes* Kom. и *Osmunda cinnamomea* L., являясь, несомненно, органами древнего происхождения, указывают на близкое отношение их если не к мангровым зарослям, то к болотным ценозам с *Taxodium, Glyptostrobus* и пр. Совместно с ними, возможно, росли пальмы типа *Nipa*. Сочетание в формации мангровы пальмы *Nipa* с папоротником *Chrysodium* для «полтавской» флоры указывается в работах А. Н. Криштофовича, в частности в его сводной и обобщающей работе 1946 г. (стр. 56). В этих же условиях могли произрастать *Taxodium distichum* H. B. et K., *Nyssa aquatica* L., *Rhizophora* и некоторые другие, известные из эоцена Северной Америки (флора Вилькокс).

Nipa fruticans Thunb. и в настоящее время произрастает по лагунам и прибрежным болотам тропической Азии (Ильинский, 1937). Эта пальма растет в солоноватой воде. Местами к ней примешивается папоротник *Acrostichum aureum* L., также обладающий воздушными корнями. Вместе с нею произрастают мангровы из покрытосеменных.

Taxodium distichum miocenum Heer, *T. gracile* Heer, *Osmunda Heeri* Gaud. росли в эоцене Посьета Южноуссурийского края. *Osmunda* (*sachalinensis* Kryscht.), *Taxodium distichum miocenum* Heer найдены в нижнедуйской угленосной свите Сахалина. В настоящее время северная граница *Athyrium rubripes* Kom. проходит в южной части Приморского края. *Osmünda cinnamomea* имеется во всем Приморье, Приамурье и найдена даже на Камчатке. Повсюду она растет на сырых почвах, иногда даже на окраинах сфагновых болот, но всегда в лесу или вблизи леса, не отходя от его опушки. Широкое распространение представителей обоих родов по земному шару отражает глубокую их древность. В настоящее время на юге Приморья *Osmunda cinnamomea* в изобилии растет в покрове лесов из японской ольхи (*Alnus japonica* S. et Z.). Если последнюю мы не можем считать за первичного спутника этого папоротника, то во всяком

случае ее можно принять за одного из древнейших спутников его из всех представителей тургайской флоры. Может быть, сюда можно отнести еще *Fraxinus manshurica* Rupr. и аройниковые. Судя по экологическим свойствам и возрасту, к ним близки *Dryopteris thelypteris* A. Gray, *Onoclea sensibilis* L. Последний вид имеет весьма высокую древность, восходящую к средине третичного периода.

2. Современниками *Osmunda, Athyrium* с воздухоносными корнями, *Taxodium distichum* Rich., *Clyptostrobus* и других болотных и мангроподобных растений, входивших в состав болотных субтропических зарослей, по всей вероятности, являются дожившие до настоящего времени маленькие папоротнички влажных, затененных скал во главе с *Hymenophyllum Wrightii* V. L. Bosch, *Trichomanes parvulum* Poir., *Asplenium anagrammoides* Christ и *Pleurosoriopsis Makinoi* (H. Christ) Fom. Повидимому, к этой же группе относится и *Cryptogramma acrostichoides* R. Br., найденная у нас пока лишь на приморских скалах Камчатки и Охотского побережья. *Hymenophyllum Wrightii* V. L. Bosch в пределах СССР впервые был найден А. Н. Криштофовичем (1930а) на Сахалине, а затем Д. П. Воробьевым (1933) и Н. Е. Кабановым (1937) на Сучане. До этого времени данный папоротник был известен с о. Квельпарт (Корея), из 6 мест о. Хонсю и с о. Хоккайдо, откуда он был описан В. Бошем. А. Н. Криштофович нашел его в 2—5 км от моря в нескольких пунктах. *Hymenophyllum* растет на скалах, на гниющих древесных пнях (этим самым обнаруживая свою эпифитную природу), среди девственной тайги из *Picea microsperma* Lindl., *Abies sachalinensis* Mast., *Taxus cuspidata* S. et Z. и других с покровом из папоротников *Dryopteris phegopteris* H. Christ, *Athyrium pterorachis* H. Christ, *Osmunda cinnamotomea* L. На Сучане *Hymenophyllum* найден на северо-восточной части скалистого выступа на сплошном ковре из зеленых мхов и на камнях, орошаемых брызгами воды, по склону горы Пидана. По узкой пади на крупных камнях господствует мелкосеменная ель с белокорой пихтой и тиссом. В подлеске — *Echinopanax elatum* Nakai. Недалеко от этого местонахождения на скале найдено несколько небольших дернинок *Trichomanes parvulum* Poir. и среди них лишь одна дернинка *H. Wrightii* V. L. Bosch. В долине того же ручья (в бассейне Сучана) в другом месте в сходных условиях все скалы покрыты мхами, среди которых много мелкого папоротника *Asplenium anagrammoides* H. Christ. На двух скалах был найден папоротник *Pleurosoriopsis Makinoi* и почти на каждой скале — *Trichomanes parvulum*. Узкие пади Сахалина, Сучана, Б. Лутанги (а может быть и некоторых других пунктов, где могут быть найдены названные папоротнички), с постоянно сильно увлажненным воздухом, защищенные со всех сторон от ветра и заносимые зимой снегом, являются убежищами реликтовых папоротничков[1] и, возможно, некоторых мхов, названия которых, к сожалению, не приводятся.

Уголки древней флоры, кроме Дальнего Востока, имеются и в других областях Советского Союза. Кавказ, во многих отношениях сходный с Дальним Востоком, повидимому, имеет немало таких убежищ. Одно из них прекрасно изображено А. А. Гроссгеймом в его интересной книге «В горах Талыша» (1948, стр. 37 и 52—53). Привожу его подлинные слова: «Он (водопад) не высок, но очень красив и приятно шумит. Стены ущелья близ

[1] Это как нельзя более согласуется со взглядами М. И. Голенкина (1927), считающего, что основной переворот в природных условиях, давший перевес в борьбе за существование покрытосеменным растениям, состоял в сдвиге общеземного климата в сторону уменьшения его влажности.

водопада, влажные от постоянных брызг, заполнены особой флорой печеночников и мхов, среди которых имеются цветковые растения, не попадавшиеся в других местах...». «Здесь, непосредственно у реки, мы в царстве папоротников. Мокрые скалы и камни, омываемые брызгами воды, обвиты сплошь кудрявым покровом темнозеленого папоротника, название которого — волосы Венеры (*Adiantum capillus veneris* L.). Отвесные обрывы сплошь покрыты коврами «сладкого корня» — небольшого папоротника со слабо изрезанными листьями (*Polypodium vulgare* L.). На более пологих местах раскинулись громадные розетки оленьего языка [*Phyllitis scolopendrium* (L.) Newm.] — своеобразного крупного папоротника с длинными неразрезанными листьями: еще не сгнившие листья прошлых лет свешиваются коричневой массой по склону вниз, свежие листья этого года бодро торчат вверх. Олений язык пышно разрастается здесь, достигает таких громадных размеров, каких нигде в других местах мы не видели. Очень много здесь также мужского папоротника [*Dryopteris filix mas* (L.) Schott] с сильно разрезанными листьями; это обычный обитатель всех горных лесов Кавказа, но здесь и он растет в особо пышных и богатых формах». А. А. Гроссгейм совершенно справедливо считает, что это обилие папоротников, полное господство их над всеми остальными растениями представляет, повидимому, отголосок чего-то древнего; здесь, по его мнению, в особо благоприятных условиях сохранился клочок древнего леса, по которому можно мысленно восстановить общую картину талышинских лесов за миллионы лет до наших дней. С этим нельзя не согласиться, но вместе с тем описанная здесь флора папоротников, печеночников и мхов является представителем не только древних третичных лесов, но еще более древних мезозойских.

Описанные А. А. Гроссгеймом убежища древней флоры отличаются от дальневосточных своим видовым составом, что вполне естественно, но возраст их и современное положение близки.

Нельзя обойти молчанием, что на Сахалине в покрове хвойного леса, в котором найден *Hymenophyllum*, имеются такие древние представители папоротников, как *Osmunda cinnamomea* L., *Athyrium pterorachis* H. Christ и *Dryopteris phegopteris* (L.) C. Christ., экологически близкие друг к другу. К этой же группе папоротников сырых мшистых скал близки виды *Asplenium*, *Microlepia*, *Camptosorum sibiricum* Rupr., *Coniogramma fraxinea* (Don.) Diels, а также *Selaginella sanguinolenta* (L.) Spring. и *S. helvetica* (L.) Link. Совместно с ними произрастает ряд видов мхов, к сожалению ни в одном описании не называемых не только по видам, но и по родам. Но несомненно эти мхи являются древнейшими спутниками упомянутых папоротников.

3. Очень древней группой являются хвощи с жесткими многолетними стеблями, являющиеся карликовыми представителями своих древовидных каменноугольных предков: *Equisetum Komarovii* Iljin, *E. hiemale* L., *E. variegatum* Schleich и *E. scirpoides* Michx. За их высокий возраст говорит широкий ареал и малая пластичность этих видов. Они приурочены преимущественно к мшистым смешанным и хвойным лесам.

4. Наверно, такой же древний возраст имеют обитающие в хвойных и хвойно-широколиственных лесах Дальнего Востока плауны (*Lycopodium chinense* H. Christ, *L. anceps* Wallr., *L. juniperoideum* Sw., *L. clavatum* L., *L. annotinum* L.), папоротники (*Dryopteris*, *Athyrium*, *Asplenium*, *Polypodium* и др.). О древности этих родовых групп свидетельствует не только их положение в системе сосудистых растений, но и широкое, большей частью космополитическое распространение. Дивергенция древних форм

на современные виды — явление, конечно, молодое, но, повидимому, не ниже второй половины плиоцена. Иначе трудно представить себе столь широкие ареалы, как у *L. clavatum* L., *L. annotinum, L. selago* L., *Dryopteris filix mas* (L.) Schott (s. l.), *Athyrium filix femina* (L.) Roth. (s. l.), *Polypodium vulgare* L. и некоторых других. Этот комплекс к тургайским смешанным лесам перешел в качестве наследия от более древних верхнемеловых и нижнетретичных лесов. В результате смены верхних ярусов несомненно произошли некоторые изменения в составе и в ценотической роли отдельных групп и видов этого комплекса, но общий его характер сохранился до наших дней.

5. Следующим элементом флоры Дальнего Востока, повидимому мелового возраста, в качестве родового типа является *Microbiota decussata* Kom. Этот хвойный кустарник, как известно, является эндемом Приморья, приуроченным в основном к субальпийскому поясу, где он образует сравнительно небольшие заросли. По исследованиям В. Л. Комарова, микробиота относится к монотипному роду, место которого в системе хвойных находится между родами *Biota* и *Juniperus*. Однако она ближе к ископаемым третичным *Callitrites* (Комаров, 1923б). Нити родства связывают ее также с родами *Callitris, Artrotaxis*. Группа *Thujopseae* сем. *Cupressaceae*, в состав которой входит *Microbiota*, содержит немалое количество реликтовых родов, например *Biota*, *Libocedrus, Thujopsis* и др. Таким образом, *Microbiota* среди близких родов не представляет исключения. Сем. *Cupressaceae*, имеющее большое количество родов, не отличается обилием видов. Это указывает на большую древность его, восходящую к мезозою. В настоящее время юго-восточная Азия и Япония являются хранителями многих групп хвойных деревьев этого типа. В южном Китае живет чуть ли не в качестве сорняка один из древнейших представителей хвойных — *Glyptostrobus (Taxodium) heterophyllus* Endl., близко родственный современному болотному кипарису (*Taxodium distichum* Rich.) болотистых лесов Флориды, в третичное время росшему в Приморье и во многих других местах Евразии. Секвойя (*Sequoia gigantea* Lindl. et Gord., *S. sempervirens* Engelm.) западной Америки в виде ближайшего своего родственника, почти не отличимого от первой, — *Sequoia Langsdorffii* (Brong.) Heer, также росла не только в Приморье, но и по всей Голарктике. Многие представители южных хвойных в настоящее время широко распространены в Японии и к югу от нее на Ликейских островах (о-ва Рюкю), в южном Китае, Индокитае и на о. Тайвань, играя большую роль в составе лесного покрова. Достаточно назвать такие роды, как *Cryptomeria, Taiwania, Cunninghamia, Chamaecyparis, Torreya, Taxus, Cephalotaxus, Juniperus, Sciadopitys, Thujopsis, Podocarpus, Eupodocarpus, Thuja* и др. Эта флора в третичное время значительно далее заходила на север, что доказывается ископаемыми остатками с Анадыря, Охотского побережья, Камчатки, Командорских островов, Аляски.

Принимая во внимание высокую древность этой группы хвойных, в ближайшем родстве с которыми находится *Microbiota,* мы никак не можем согласиться с И. К. Шишкиным (1935), возводящим древность ее (*Microbiota*) как рода не выше миоцена. Мы считаем, что *Microbiota, Taxus, Taxodium, Sequoia, Juniperus* имеют не только более высокий возраст как родовые типы, но и значительно раньше, чем полагает И. К. Шишкин, появились на Дальнем Востоке в своих видовых формах. Ее южное, именно юго-восточноазиатское происхождение, судя по приведенным выше родственным связям, абсолютно неоспоримо. Поэтому включение ее В. Б. Сочава (1944) в состав берингийской фратрии формаций бореаль-

ного типа растительности совершенно не обосновано. Микробиота по своему происхождению является элементом, по меньшей мере неморального, если не субтропического типа.

6. Очевидно, осколком столь же древней группы голосеменных, как и *Microbiota decussata* Kom., являются *Taxus cuspidata* S. et Z. и виды *Juniperus*, как родовые группы, игравшие здесь прежде (в нижнетретичное время) значительно большую роль, как это прекрасно видно по современной флоре южного Китая и юго-восточной Азии, где эти роды и близкие им занимают не только более видное место в сложении растительного покрова, но слагают целые вертикальные пояса растительности (например, субальпийский пояс из можжевельников на горах о. Тайвань, в горах Юньнани, Индокитая, Гималаев и Индо-Малайского архипелага) и лесные формации [леса из криптомерии в Японии, тайвании на о. Тайвань и смешанные насаждения из других представителей южных (древних) хвойных в лесах Японии, о. Тайвань, Филиппинских островов и Малайского архипелага]. Эти факты дают нам право утверждать, что в третичное время роль этого элемента, в том числе тисса и можжевельников, в сложении лесов на материке восточной Азии была не меньше, если не больше, чем в указанных странах в настоящее время. Эта роль стала ничтожной благодаря влиянию устанавливающегося в зимнее время центральноазиатского (сибирского) антициклона, придающего климату Дальнего Востока повышенную суровость зимних условий. Именно это обстоятельство, повидимому, и было основной причиной обеднения дальневосточной флоры в течение плейстоцена, а не влияние покровного оледенения, как полагают обычно.

7. Столь же, если не более древней, представляется нам флора наземных лесных мхов Дальнего Востока, многие из которых [*Hylocomium proliferum* (L.) Lindl., *Pleurozium Schreberi* (Willd.) Mitt., *Ptilium crista castrensis* (L.) De Nott., *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst. и др.] имеют широкое панголарктическое распространение. Древность этого комплекса доказывается наличием в его составе весьма разнообразных, часто совершенно не сходных между собой лесных формаций, как, например, формации смешанных и темнохвойных лесов, с одной стороны, и формации светлохвойных лиственичных лесов, с другой. Столь широкое географическое распространение синузии лесных мхов указывает на глубокую древность ее происхождения, а широкая фитоценотическая и, пожалуй, экологическая амплитуда говорят за стойкость этого наинизшего яруса лесных насаждений.[1]

Среди лесных мхов Дальнего Востока имеется ряд тропических видов. Сюда относятся *Herpetineuron Toccoae* (Sull. et Lesq.) Card., широко распространенный в тропиках Старого и Нового Света, а также в Гималаях, на Тайване, в материковом Китае, Японии, на советском Дальнем Востоке (Хасанский район, окрестности Владивостока и Ворошилова, долина р. Бикина); *Taxiphyllum taxirameum* (Mitt.) Fleisch. — вид палеотропический (на север идет до хр. Хехцыр), *Thuidium cymbifolium* Doz. et Molk. Bryol. jav. — также палеотропический вид. У нас встречается в Приморском крае. Сходными ареалами обладают папоротники *Coniogramma fraxinea* Diels и *Trichomanes parvulum* Poir. Кроме того, в составе бриофлоры Дальнего Востока имеются виды с родственными связями в тропических областях: *Macromitrium incurvum* (Lindb.) Par., *M. Okamurae* Broth.,

[1] По вопросу о большей стойкости низших ярусов фитоценозов нам приходилось говорить в работе 1946 г. (*В. В.*).

Leucobryum neilgheriense C. Müll. и некоторые другие. Это лишний раз подчеркивает южные связи флоры Дальнего Востока.

Правда, А. С. Лазаренко (1939) считает все перечисленные виды с широким пантропическим или палеотропическим ареалом поздними пришельцами во флоре Дальнего Востока, инвазию которых он связывает с коралловым веком Японии; но это маловероятно, так как инвазия мхов не могла бы происходить изолированно, оторванно от других групп растительности, а между тем ни во флоре советского Дальнего Востока, ни в зоне широколиственных лесов Японии, ни в Северном Китае и Корее до сих пор не отмечалось наличия молодых миграций элементов субтропической и тропической растительности. Да этого и не могло быть вследствие все усиливавшегося на протяжении последних геологических эпох влияния азиатского зимнего антициклона и возрастающей континентализации климата. Те сравнительно кратковременные моменты улучшения климата, которые имели место в прошлом, были констатированы лишь в морях, омывающих Японию и Охотское побережье. Как они отразились на органическом мире суши, неизвестно. В качестве доказательства своего положения А. С. Лазаренко ссылается на то, что древние виды мхов Дальнего Востока имеют относительно небольшие ареалы и входят в состав серий близко родственных видов, а те виды, которые он считает молодыми, — пантропическое и палеотропическое распространение. Если бы, рассуждает он, последние виды были древними обитателями Дальнего Востока, они, вследствие глубоких различий климатических условий, распались бы на видовые серии. При этом А. С. Лазаренко не учитывает различной степени пластичности видов. При одних и тех же условиях различные виды ведут себя различно. Одни будут подвергаться дивергенции, распадаясь на серии видов, другие нет. Мы полагаем, что и те и другие мхи, имеющие субтропические и тропические связи, одинаково древни на Дальнем Востоке, причем возраст их как серий и как видов (при обширном ареале последних) восходит к верхнему мелу или по крайней мере к палеогену.

8. Хвойно-широколиственные леса. Основной костяк смешанных дальневосточных лесов составляет комплекс кедрово-широколиственных и широколиственно-кедровых насаждений. Мы совершенно согласны с В. Б. Сочавой (1946), что кедр в составе дальневосточных лесов явление относительно молодое,[1] во всяком случае в той видной роли, какую он играет в настоящее время. Что же касается широколиственных пород, то они как родовые группы фигурируют во всех списках третичных (и даже верхнемеловых) ископаемых флор Дальнего Востока. Поэтому никак нельзя согласиться с Б. П. Колесниковым (1938), утверждающим, что примесь широколиственных пород к кедру — вторичное явление. Дело обстоит как раз наоборот. Как бы то ни было в настоящее время леса, представляющие различные количественные сочетания широколиственных пород с кедром, занимают наибольшие площади и представляют наибольшее разнообразие в фитоценотическом и флористическом отношениях. Но наряду с ними как крайние звенья одного ряда встречаются в результате или вмешательства человека (выборочная рубка) или специфических, узко локальных экологических, почвенных и топологических условий чистые широколиственные и чисто хвойные древостои. В основном же дальневосточные леса являются плюридоминантной многоярусной формацией.

Вслед за В. Б. Сочавой (1945а, 1946) назовем этот элемент растительного покрова дальневосточных лесов по его ведущему виду типом

[1] Ниже указывается, что *Pinus* cf. *koraiensis* S. et Z. найден в миоценовых отложениях Вейчана (Depape, 1932).

Pinus koraiensis S. et Z. Эта группа занимает большую часть площади дальневосточных смешанных лесов, за исключением темнохвойных. Именно эта формация является наиболее типичной для дальневосточных лесов (советских и маньчжурско-корейских). В лесах Японии она имеет весьма слабое отражение, поскольку основной эдификатор ее — корейский кедр — встречается в них редко и, кроме того, отсутствует ряд других ведущих древесных пород [*Betula costata* Trautv., *Acer barbinerve* Max., *A. pseudosieboldianum* (Pax) Kom., *A. manshuricum* Max. и др.] и, наоборот, имеется ряд пород, отсутствующих на материке (виды *Fagus*, другие виды кленов, лип, своеобразные хвойные, лианы, многочисленные кустарники). Одним словом, это леса близко родственные, но все же относящиеся к иной ботанической провинции. Среди ископаемых остатков третичного времени корейский кедр пока найден лишь в миоцене окрестностей Вейчана [40° с. ш. и 117° в. д. (Depape, 1932)], но, очевидно, это простая случайность, зависящая от того, что кедр как порода горная в третичное время жил в условиях, не благоприятствующих его фоссилизации, да, кроме того, как правильно полагает В. Б. Сочава (1946), имел значительно меньший удельный вес в составе лесных насаждений, что также не содействовало сохранению его остатков в ископаемом состоянии.

В результате прогрессивного похолодания, начавшегося еще давно, но особенно усилившегося в четвертичном периоде, произошло снижение вертикальных поясов растительности. Это сопровождалось обеднением последней за счет выпадения термофильных третичных широколиственных (*Ginkgo, Zelkova, Fagus*) и хвойных [*Sequoia Langsdorffii* (Brong.) Heer] пород, уменьшения роли ряда широколиственных (*Carpinus, Kalopanax*, южноуссурийских видов кленов, лиан, некоторых кустарников, *Micromeles* и др.) и хвойных пород (*Taxus, Juniperus, Abies holophylla* Max.) в сложении дальневосточных лесов, а местами, особенно в северной части ареала, их полным исчезновением. Все это содействовало усилению фитоценотической роли кедра и выдвижению его в качестве эдификатора основных массивов дальневосточных лесов.

Таким образом, в своем современном виде «маньчжурские» хвойно-широколиственные или кедрово-широколиственные полидоминантные леса с точки зрения фитоценологии — явление в геологическом смысле молодое. Но, поскольку эти леса являются хранителями многих древнейших элементов флоры, ряд которых как родовые группы восходит к меловому периоду, с флористической точки зрения их приходится рассматривать в качестве древней составляющей растительности Дальнего Востока. В этот тип входят все три дальневосточных вида липы, большая часть кленов, *Betula costata* Trautv., *Ulmus laciniata* (Trautv.) Mayr, *Fraxinus rhynchophylla* Hance, *Aralia manshurica* Rupr. et Max., многочисленный кустарниковый подлесок (*Corylus manshurica* Max., *C. brevituba* Kom., *C. heterophylla* Fisch., *Eleutherococcus senticosus* Max., *Philadelphus tenuifolius* R. et M. и многие другие).

9. К нему, как к основному ядру, тяготеют все остальные типы неморально лесной, кустарниковой и луговой растительности или в качестве естественных дериватов (широколиственные, темнохвойные леса), или в качестве антропогенных образований (дубравы, березняки, осинники, лещинники, заросли леспедецы, разнотравные луга).

Наиболее термофильным типом дальневосточных широколиственных лесов являются леса с *Carpinus cordata* Blume (Сочава, 1945а) или лучше — Carpinota. Он встречается на хорошо дренированных почвах лишь на самом юге Приморья, по склонам гор до высоты 500 м над уровнем моря,

насыщен видами, приспособленными к высокой влажности воздуха, обладающими длинным периодом вегетации. К этому типу травянистых растений относятся *Chloranthus japonicus* Sieb., *Oxalis obtriangulata* Max., *Arisaema japonica* Blume; из древесных можно назвать *Micromeles alnifolia* Köhne, *Kalopanax septemlobum* (Thunb.) Koidz., *Cerasus Maximoviczii* Rupr. из кустарников — крупный *Euonymus Maximoviczii* Proch., из лиан — *Actinidia arguta* Planch., *A. polygama* Miq. Не только все виды его имеют маньчжурско-североянпонский ареал, но даже родовые или секционные ареалы, как увидим далее, лежат в пределах восточной Азии. Именно с этим типом, как нам кажется, должны были ассотиироваться в третичных лесах *Ginkgo* и *Sequoia*. Первый из них в настоящее время уцелел лишь на Ликейских островах, если не считать небольших искусственно разведенных рощ около храмов, а *Sequoia* — в северо-западной Америке и ближайший род — *Metasequoia* — в горах Сычуани. В голоцене, как показывают данные пыльцевого анализа (Минкина и Федорова, 1936), грабовые леса, а следовательно, и сопровождающая их свита термофильных видов были распространены на север до Амура. Деградируя как формация, они к северу от современного распространения оставили часть своих спутников, сохранившихся в некоторых убежищах.

В составе современных грабинников Приморья, кроме широколиственных пород, имеются и хвойные, из которых преобладает черная или цельнолистная пихта — *Abies holophylla* Max.[1] Корейский кедр встречается редко. Биологически и фитоценотически его здесь заменяет пихта. Нередко встречается тисс — *Taxus cuspidata* — в виде толстого, но приземистого дерева третьей величины с огромной шарообразной кроной. Этот тип леса занимает самые южные районы края, прилегающие к Амурскому, Уссурийскому и Посьетскому заливам. На западе он продолжается в горах Китая (восточная Маньчжурия), на юге — в Корее.

К северу и востоку от указанных районов имеем близкий вариант лесных насаждений — грабовые леса с цельнолистной пихтой (бассейны рр. Сучана, Майхе, Цимухе, Кангауза, левых притоков Суйфуна; северная граница этих лесов проходит через верховья рр. Улахе и Даубихе). Данный тип отличается от предыдущего относительно большим участием в насаждениях цельнолистной пихты и кедра. Эти леса, по данным А. И. Куренцова (1947) и моим наблюдениям в период 1950—1951 гг., распространены в горах на высотах от 200 до 500 м.

Ниже их расположен пояс кедрово-широколиственных или широколиственных лесов, а выше пояс кедрово-еловых или елово-кедровых лесов. Согласно климатическим данным (Колосков, 1925), нижние склоны гор Дальнего Востока в отношении температурного режима являются наиболее благоприятными для растительного покрова. Долины рек и верхние склоны в этом отношении менее благоприятны. Таким образом, пихтово-грабовые и грабовые леса расположены в оптимальных температурных условиях, что лишний раз подчеркивает их южную природу.

Мы полагаем, что нет никакого основания грабовые леса в флорогенетическом отношении рассматривать отдельно от пихтово-грабовых лесов. Это несомненно один тип, представленный двумя близкими географически, а иногда просто высотными вариантами, в одном из которых (более северном и восточном) усиливается роль пихты и кедра. Данный тип не имеет аналогов в растительности Европы и Северной Америки.

[1] Весьма редко она отсутствует, и тогда ее заменяет кедр (Кабанов, 1937).

10. Тип Alneta japonica. Японскую ольху мы рассматриваем как наиболее древнего представителя тургайской флоры, сопутствующего типу *Osmunda cinnamomea* L. в южной части ареала последнего. Но это несомненно более поздний пришелец по сравнению с *Osmunda*, очевидно уже жившей во время фазы мангровых зарослей. На смену последним затем пришли листопадные леса из *Alnus japonica* S. et Z., *Fraxinus manshurica* Rupr., вместе с некоторыми травянистыми видами [*Symplocarpus foetidus* Salisb., *Pogonia ophioglossoides* (L.) Ker., *Disporum smilacinum* A. Gray[1] и некоторые другие]. Древность этого типа леса доказывается обширным ареалом видов, входящих в его состав в некоторых случаях вместе с викарными видами (восток Азии—атлантическая Северная Америка). Разобщенный ареал этого типа растительности, являющегося к тому же далеко не самым термофильным в составе дальневосточных лесов, сам по себе служит доказательством его древности. Он приурочен к влажным грунтам в долинах рек, иногда с признаками заболачивания, и весьма требователен к влажности воздуха. Большая часть составляющих его видов [*Osmunda cinnamomea* L., *Symplocarpus foetidus* Salisb., *Fraxinus manshurica* Rupr., *Pogonia ophioglossoides* (L.) Ker.] далеко выходит за его пределы, наводя на мысль о более широком распространении этого типа в прошлом.

11. Тип Ulmeta. Своеобразное явление представляют долинные парковые леса из *Ulmus laciniata* (Trautv.) Mayr., *U. propinqua* Koidz., *Populus koreana* Rehder., *P. Maximoviczi* A. Henry, *Fraxinus mandshurica* Rupr., *Juglans manshurica* Rupr., *Phellodendron amurense* Rupr. с примесью *Malus manshurica* (Max.) Kom., *Pyrus ussuriensis* Max., *Ligustrina amurensis* Rupr. и др., с мощным кустарниковым подлеском и травяным покровом. Кедр или совсем отсутствует или же имеется в качестве незначительной примеси. Этот тип леса приурочен к расширенным участкам среднего течения горных рек южного Сихотэ-Алиня. Редко стоящие лесные великаны с колоннообразными стволами, достигающие 30 м и более высоты, производят величественное впечатление.

Обилие видов, многоярусность насаждения, своеобразие состава древесных пород говорит о значительной древности этого типа, приобретшего вследствие температурной инверсии, свойственной горной области Сихотэ-Алиня, некоторые бореальные черты в виде наличия в подлеске широко распространенных кустарников, как *Sorbaria sorbifolia* A. Br., *Spiraea salicifolia* L. Но вместе с этим она хранит такие виды третичных реликтов лиан и кустарников, как *Celastrus flagellaris* Rupr., *Prinsepia sinensis* (Oliv.) Kom., *Acanthopanax sessiliflorum* (Rupr. et Max.) Seem., *Schizandra chinensis* Baill., *Vitis amurensis* Rupr. Из наиболее интересных травянистых видов здесь можно назвать: *Pilea pumila* A. Gray, *Corydalis gigantea* Trautv. et Mey, *Carpesium triste* Max., *C. eximium* C. Winkl., *Aconitum alboviolaceum* Kom., *Sanicula rubriflora* F. Schmidt, *Rubia cordifolia* L., *Polygonum perfoliatum* Hassk., тыквенное *Schizopepon bryonifolius* Max., *Phyteuma japonicum* Miq., *Menispermum dahuricum* DC., *Arisaema amurensis* Max., *Fritillaria ussuriensis* Max. и некоторые другие. Приведенный состав характеризует южную природу этого типа. Но наличие ряда бореальных элементов указывает на влияние бореальных миграций в недавнем геологическом прошлом, чему особенно способствует температурная инверсия в долинах горных рек.

---

[1] Конечно, в лице предковых форм последних.

Приводимая В. Б. Сочавой (1946) формация кедрово-широколиственных лесов с ильмом, ясенем и тополем, по нашему мнению, представляет дальнейший шаг в сторону континентализации и бореализации, если так в данном случае можно выразиться, видового состава типа Ulmeta. Увеличение роли кедра — породы, более холодостойкой по сравнению с вышеприведенным составом, само по себе показательно.

К этому типу также близка формация долинных кедрово-широколиственных лесов с цельнолистной пихтой (Воробьев, 1935). От предыдущей она отличается главным образом наличием *Abies holophylla* Max. в первом ярусе, *Padus Maackii* Rupr., *Maackia amurensis* Rupr. et Max. — во втором, лианы *Actinidia arguta* Planch., некоторых видов подлеска, а также *Osmunda cinnamomea* L., *Dryopteris crassirhizoma* Nakai, *Equisetum hiemale* L. и некоторых других видов — в составе травяного покрова.

С другой стороны, тип Ulmeta через *Fraxinus manshurica* Rupr., *Onoclea sensibilis* L., *Matteuccia atruthiopteris* Tod. сближается с типом Alneta japonica, являющимся звеном той же цапи формаций, к которой относится тип Ulmeta и формация кедрово-широколиственных лесов с ильмом, ясенем и тополем, но звеном, сильно обедненным в видовом отношении под влиянием деятельности человека.

Если тип Alneta japonica сохранил некоторых древнейших представителей флоры Дальнего Востока (*Osmunda cinnamomea* L.), то тип Ulmeta, являясь убежищем весьма многих третичных реликтов, имеет в своем составе некоторое количество бореальных элементов. Тип кедрово-широколиственных лесов с ильмом, ясенем, тополем представляет дальнейший шаг по пути бореализации и в этом отношении из всех трех является наиболее молодым. Впереди него по требовательности к теплу надо поставить тип кедрово-широколиственных лесов с цельнолистной пихтой. Тип Ulmeta в несколько измененном варианте широко распространен в Японии — на о-вах Хоккайдо и Хонсю. Вне области смешанных дальневосточных лесов он имеет сильно обедненного аналога в Восточной Сибири, на Курильских островах, Сахалине, Камчатке, в Анадырском крае и на Охотском побережье в лице тополевников из *Populus suaveolens*.

12. Рощи из *Populus suaveolens* Fisch. представляют сильно обедненный дериват долинных тополевников Приморья и Приамурья. Сам тополь является видом, близко родственным *P. Maximoviczi* A. Henry. Его рощи хранят очень немногих представителей травянистых видов третичных лесов и ни одного древесного и кустарникового вида, если не считать глубоко измененных *Ribes triste* Pall., *R. dikuscha* Fisch., *Lonicera edulis* Turcz.

Из травянистых растений рощ душистого тополя, сохранившихся в них с третичного времени, можем назвать лишь следующие: *Aruncus silvester* Kostel., *Majanthemum bifolium* DC., *Oxalis acetosella* L., *Pirola incarnata* Fisch.[1] Но, кроме названных, огромную роль играют бореальные виды — *Calamagrostis Langsdorffii* Trin. в травяном и *Sorbaria sorbifolia* A. Br., *Spiraea salicifolia* L., *Rosa acicularis* Lindl., *Spiraea betulifolia* Pall. в подлеске. Если в приморских долинных лесах имеется некоторое влияние бореальных элементов, то в более северных рощах душистого тополя это влияние большей частью бывает доминирующим, вплоть до оттеснения третичных элементов до роли ничтожных компонентов покрова.

Близкие типы леса из *Populus balsamifera* L. и других тополей распространены в Северной Америке. Столь широкое распространение их указывает

[1] В данном случае, конечно, правильнее говорить о предковых формах этих видов.

на большую древность данного типа, восходящую к средине третичного периода.

13. Тип Chosenieta экологически и эдафически весьма близок к предыдущему и развивается бок о бок с ним. В составе долинных лесов Дальнего Востока *Chosenia macrolepis* (Turcz.) Kom. играет далеко не одинаковую роль. На юге Приморья она почти никогда не образует даже небольших чистых насаждений, а разбросана отдельными громадными деревьями в долинах горных ручьев и рек среди смешанного лиственного леса из *Acer ukurunduense* Trautv. et Mey, *Padus Maackii* Rupr., *Populus Maximoviczii* A. Henry, *Ulmus laciniata* (Trautv.) Mayr. и др. Но севернее, в пределах Приморья и Приуралья и до полярного круга, в расширенных участках речных долин на галечных и песчано-галечных отложениях она образует чистые насаждения или с примесью тополя, или (в более старых насаждениях) лиственицы. Отсюда видно, что чосения в качестве эдификатора выступает только там, где отсутствуют представители более южной флоры, а это доказывает, что чистые насаждения этой породы представляют явление молодое, появившееся в результате четвертичного похолодания и особенно в голоцене. Эти насаждения, как и тополевники из *Populus suaveolens*, являются обедненными дериватами более сложных третичных долинных лесов.

14. Тип Querceta mongolica. Представители рода *Quercus*, как и рода *Carpinus* и многих других родов широколиственных лесов, неоднократно указывались в списках ископаемых флор Дальнего Востока (в широком смысле). Поэтому данный тип как историко-географическое явление во флоре Дальнего Востока представляет древний элемент, не уступающий по возрасту типу *Carpinus cordata* Blume. Обширный ареал монгольского дуба на материке и островах (Васильев, 1948) достаточно убедительно говорит за это, а родственные связи с дубами Северной Америки (*Q. alba* L.) и Европы (секция *Robur*) заставляют возраст прародительской формы этого вида возводить по крайней мере к средине третичного периода. Но тем не менее как эколого-фитоценотическая группа этот тип начал оформляться параллельно с ксерофилизацией климата в связи с усилением азиатского зимнего антициклона. Будучи по природе породой сравнительно теплолюбивой, *Quercus mongolica* на северном пределе своего распространения, благодаря некоторым чертам ксерофитной структуры, способен мириться с довольно низкими температурами и коротким вегетационным периодом.

В девственных дальневосточных лесах тип *Querceta mongolica* как флорогенетический элемент входит в состав кедрово-широколиственных лесов с дубом с подлеском из разнолистной лещины — *Corylus heterophylla* Fisch., леспедецы — *Lespedeza bicolor* Turcz. с богатым травяным покровом. Кроме этой, наиболее типичной для него ассоциации, дуб входит в состав весьма разнообразных ассоциаций кедрово-широколиственных лесов и других формаций (темнохвойных и лиственичных лесов), но там он играет роль незначительной примеси, усиливающейся лишь при разрушении основной формации (пожары, рубки, выпас скота).

Дальневосточные дубравы как чистые насаждения или насаждения с примесью других пород (*Betula dahurica* Pall., *B. manshurica* Nakai, *Tilia amurensis* Rupr. и т. д.) представляют в основном антропогенное явление, как мы доказываем в другой работе (Васильев, 1948), посвященной специально этому вопросу. В данном случае мы никак не можем согласиться с точкой зрения В. Б. Сочавы (1945а, 1946) и Н. В. Дылиса и П. Б. Виппера (1953), доказывающих обратное. Заросли разнолистной лещины и

леспедецы мы рассматриваем как дальнейший этап деградации кедрово-широколиственных лесов с дубом и с флорогенетической точки зрения связываем их с последним. К этому комплексу (кедрово-широколиственных лесов с дубом) относится ряд травянистых растений: *Lathyrus Davidi* Hance, *L. humilis* Fisch., *Asperula Maximoviczii* Kom., *Adenophora sublata* Kom., *Gentiana Zolingeri* Fawce, *Veronica olgensis* Kom. Некоторые из этих видов являются молодыми эндемами Приморья и Приамурья, другие же распространены довольно широко.

15. Тип Betuleta manshurica. Дальневосточные белоберезники, как и дубравы, представляют антропогенное явление. В девственных маньчжурских лесах *Betula manshurica* Nakai представляет ничтожную примесь, приуроченную преимущественно к сырым долинным лесам и плоским водоразделам. Белоберезники как тип широко распространены в умеренном лесном поясе Голарктики в этом отношении представляют древнюю группу. Но в каждой области они представлены хорошо обособленными видами и в качестве самостоятельных фитоценологических единиц в большинстве случаев начали выделяться под воздействием человека. Последнее в полной мере относится к Дальнему Востоку, где этот тип представлен *Betula manshurica.* В качестве спутников ее можно привести: из кустарников — *Sorbaria sorbifolia* A. Br., *Spiraea salicifolia* L.; из трав — *Calamagrostis Langsdorffii* (Link) Trin., *Mulgedium sibiricum* Less., *Scutellaria dependens* Max. и некоторые другие широко распространенные бореальные виды. Эти леса не имеют только им свойственных представителей флоры. Их компоненты широко распространены в долинных лесах и кустарниковых зарослях, что указывает на крайнюю молодость типа как фитоценологической единицы. То же самое пришлось бы повторить и относительно типа Populeta tremula, или лучше Tremuleta.

Теперь переходим к анализу более молодых элементов во флоре и растительности дальневосточных лесов.

16. Группа южноманьчжурских ксерофитов во главе с *Pinus funebris* Kom. Первым исследователем, обратившим внимание на экологические особенности *Pinus funebris,* был В. Л. Комаров (1917, 1923б). Подробный же анализ фитоценотических и экологических условий существования этой породы проделал И. К. Шишкин (1933). На основании этого анализа он пришел к выводу, что могильная сосна (*Pinus funebris* Kom.) как элемент растительного покрова вместе с рядом своих спутников является во флоре Уссурийского края недавним пришельцем. По мнению И. К. Шишкина, она пришла с юга Северного Китая (Маньчжурии), а дата переселения ее сюда падает на ксеротермический период послеледниковья.

С последующим изменением климата в сторону усиления юго-восточного муссона, сопровождавшимся усилением влажности, не только остановилось продвижение сосны, но, повидимому, произошло оставление наиболее выдвинувшихся участков ее позиций и «разъедание» и «продырявливание» ее ареала. Во флоре южного Приморья могильная сосна как биоэкологический тип не представляет исключения. Можно найти целый ряд таких растений, ареал которых более или менее полно повторяет собой ареал этой породы. В совокупности они образуют одну генетическую группу Pineta funebris или иначе — группу южноманьчжурских ксерофитов (Шишкин, 1933). Сюда относятся *Armeniaca manshurica* (Koehne) Kom., *Juniperus rigida* S. et Z., *Caragana fruticosa* (Bess.) Pall., *Spiraea pubescens* Turcz., *Chrysanthemum Pallasianum* Kom., *Dracocephalum argunense* Fisch., *Galium verum* L., *Gypsophila pacifica* Kom., *Patrinia rupestris* Juss., *Peucedanum therebinthaceum* Fisch., *Pulsatilla ambigua* Turcz.,

P. cernua Sprengl., *Sedum aizoon* L., *S. selskianum* Rgl. et Maack, *Thesium chinense* Turcz., *Viola orientalis* W. Beck., *Rhododendron mucronulatum* Turcz. и ряд других. Вся эта группа растений во главе с *Pinus funebris* Kom. характерна для сухих скалистых выступов и обнажений, хотя большинство ее видов в настоящее время встречается, кроме того, и в иных эдафических и экологических (но всегда более или менее сухих) местообитаниях, появившихся в историческое время в результате деятельности человека. Исключение в этом отношении составляют скальные папоротники *Camptosorus sibiricus* Kom., *Dryopteris fragrans* Schott и *Woodsia ilvensis* R. Br. и плаунки *Selaginella involvens* Spring., *S. sibirica* Hieron. и *S. shakotanensis* (Franch.) Miyabe et Kudo. Группа скальных споровых, возможно, представляет во флоре смешанных дальневосточных лесов более древний элемент, современный группам *Osmunda* и *Hymenophyllum (Mecodium)*. Группа Pineta funebris в основном приурочена к скалистым, хорошо освещенным, сухим выступам, но, по данным И. К. Шишкина (1. с.), ее насаждения имеются и на скоплениях песчаного материала морских берегов и побережья оз. Ханка.

Трактовка этого элемента И. К. Шишкиным как молодого во флоре южного Приморья, связанного своим появлением там с послеледниковым ксеротермическим периодом, не приемлема. Учитывая близко родственные отношения *Pinus funebris* и *P. silvestris* L. (Комаров, 1901), трудно понять разрыв ареала между ними в доксеротермический период, если стать на точку зрения И. К. Шишкина. Казалось бы, наоборот, тесный контакт ареалов этих пород является более естественным, если между ними существует столь близкое родство, как указывает В. Л. Комаров. Те относительно более засушливые условия на Дальнем Востоке, которые И. К. Шишкин приписывает ксеротермическому периоду, имели место вплоть до того момента, когда произошли опускания в области Охотского и Японского (в северной части последнего) морей и, как результат этого, отделение Камчатки, Курильских островов, Сахалина и Хоккайдо от материка Азии. Море подступило к современным берегам Дальнего Востока, что и вызвало увеличение влажности его климата, особенно в приморской зоне. Это-то обстоятельство, очевидно, и вызвало сокращение ареалов *Pinus funebris* Kom. и ее травянистых и кустарниковых спутников. При этом ареалы спутников могильной сосны сократились в меньшей степени, нежели ареал самой сосны, а в результате деятельности человека за исторический период даже расширились и в отношении занимаемой площади и в отношении эколого-эдафического размаха. Мы не сторонники отрицания ксерического периода, оставившего явственные следы в строении растительного и почвенного покрова Восточной Сибири. Влияние его несомненно затронуло и область дальневосточных третичных лесов, во флору которых в течение этого времени проникли многие сухолюбивые и степные элементы дауро-монгольского происхождения. Но этот период по времени совпадал с наличием суши на месте Охотского и Японского морей и вызван именно этим обстоятельством. Именно тогда из степного континентального запада на восток проникла большая группа степных и скальных видов, многие из которых нашли себе приют под светлым пологом могильной сосны. К этому периоду надо отнести появление на Охотском побережье *Caragana jubata* (Pall.) Poir. Но вместе с тем с этой породой ассоциируются некоторые виды, ареалы которых не выходят за пределы рассматриваемой нами области. Сюда относятся *Selaginella involvens* Spring., *Sedum selskianum* Rgl. et Maack, *Silene koreana* Kom., *Gypsophila pacifica* Kom., *Ulmus macrocarpa* Hance, *Juniperus rigida* S. et Z., *Arme-*

niaca manshurica (Koehne) Kom. и некоторые другие. Это окружение надо считать основным для *Pinus funebris* Kom.,. а бо́льшая часть встречающихся в ее насаждениях видов или недавние пришельцы с запада, или же виды, более связанные с другими группировками, например с гемиксерофильными ценозами дальневосточных дубрав и черноберезников или вернее — с кедрово-дубняками сухих южных склонов, являющихся исходными формациями для дубрав и черноберезников. Следовательно, то «продырявливание» ареала могильной сосны, о котором говорит И. К. Шишкин, произошло вследствие внедрения береговой линии в глубь Азиатского материка.

Одновременно с некоторыми типично скальными и скально-степными растениями на Дальний Восток проникли и обычные степняки равнин Забайкалья, Монголии и Северо-Восточного Китая (Манчьжурия). В районе оз. Ханка и в других местах юга советского Дальнего Востока обнаружены следующие степные виды: *Stipa baicalensis* Roshev., *S. mongolica* Turcz., *S. effusa* Nakai, *Thymus Prjevalskii* Kom., *Ephedra monosperma* C. A. M., *Avenastrum Schellianum* Hackel., *Koeleria gracilis* Pers., *K. asiatica* Domin, *K. ascoldensis* Roch., *Festuca ovina* L., *Poa attenuata* Trin., *P. angustifolia* L., *Agropyrum preudoagropyrum* Fransch., *A. cristatum* (L.) Gartn., *Thesium chinense* Turcz., виды *Roegneria* и *Pulsatilla*.

17. Повидимому, такой же возраст имеют папоротники сухих открытых скальных местообитаний: *Cheilanthes argentea* (*S.* G. Gmel) Ktze, *Ch. Kuhnii* Milde, *Cyclophorus lingua* Desv. Их плотные листья — у первых двух снизу с белым налетом, у третьего с плотным, рыжеватым, войлочным опушением — обнаруживают приспособление к яркому солнечному освещению и защите от излишнего испарения. Эти приспособления указывают на формирование данной группы в совершенно иных не только экологических, но может быть и географических условиях, нежели предыдущие группы папоротников. Едва ли в Приморье третичного времени с его теплым и влажным климатом могли быть подобные условия. Приходится полагать, что эти папоротники, как и многочисленный ряд других (в том числе и скальных) ксерофитов Приморья, являются позднейшими иммигрантами из соседних континентальных областей, проникшими сюда в тот период, когда восточные берега Азии были расположены значительно далее на восток.

18. Тип Piceeta ajanensis (s. l.). Темнохвойные пихтово-еловые и елово-пихтовые леса с примесью мелко- и широколиственных пород. Для этих лесов наиболее типичными из древесных пород являются *Picea Komarovi* V. Vassil., *P. microsperma* Lindl. или *P. ajanensis* Fisch., *Abies nephrolepis* Max., *Betula lanata* V. Vassil., *Acer ukurunduense* Trautv. et Mey, *A. tegmentosum* Max., *Cerasus Maximowiczii* Rupr., из кустарников — *Lonicera Maximoviczii* Max., *Diervilla Middendorffiana* Carr., *Lonicera edulis* Turcz., из лиан — *Actinidia kolomicta* Max., *Atragene ochotensis* Pall. В травяном покрове, кроме папоротников, выделяемых нами в самостоятельный флорогенетический элемент, наиболее характерны: *Cornus canadensis* L., *Linnaea borealis* L., *Oxalis acetosella* L., *Pirola renifolia* Max., *Scutellaria ussuriensis* (Rgl.) Koch., *Coptis trifolia* Salisb., *Clintonia udensis* Trautv. et Mey, *Anemone udensis* Trautv. et Mey, *Monotropa hypophegea* Wallr., *Neottia nidus avis* Rich., виды *Listera, Calypso borealis* Salisb. и ряд других орхидных хвойных лесов.

По нашим представлениям (Васильев, 1944б), этот комплекс является неотъемлемой частью дальневосточных смешанных лесов («маньчжурских», в смысле В. Л. Комарова). В противоположность авторам, проти-

вопоставлявшим темнохвойные дальневосточные леса как «охотские» смешанной «маньчжурской» тайге, мы оба эти комплекса объединяем в единое целое, ведущее свое происхождение от третичных лесов тургайского типа.[1] Современное расчленение этих комплексов обязано своим происхождением обеднению маньчжурских смешанных лесов, которые в северной части своего ареала и в верхнем поясе гор потеряли большую часть своего видового состава, от которого осталась лишь наименее термофильная группа. Эта мысль была высказана также В. Б. Сочавой (1945а, 1946), который «охотскую» тайгу рассматривает как обедненный дериват маньчжурского смешанного леса. Высказанное выше представление нам кажется бесспорным по отношению к растительности Дальнего Востока в пределах современного ареала дальневосточных третичных лесов. Но если мы, забегая несколько вперед, примем во внимание палеоботанические материалы, относящиеся к концу плиоцена и плейстоцена, то, как увидим ниже, окажется, что в то время в северо-восточной Сибири и на крайнем северо-востоке Азии была распространена темнохвойная тайга из *Picea anadyrensis* Krysht., *P. Wollosowiczii* Sukacz., *P. indigirensis* Peresv., близко родственных современной аянской ели. Поэтому те леса позволительно считать прямыми предшественниками современной «охотской» тайги. К сожалению, нам пока неизвестны предшествующие этапы развития растительности нашего северо-востока, но так как нижне- и среднетретичные флоры Анадыря и других областей нашей и американской Арктики имели сложный состав из голосеменных и покрытосеменных растений, то не лишено вероятия предположение, что и темнохвойные леса конца плиоцена и плейстоцена представляли также обедненный дериват более богатых третичных лесов тургайского или близкого к нему типа.

В то же самое время к югу и юго-западу от этого комплекса по долинам рек (верховья Индигирки и Колымы, бассейн Алдана) располагалась зона смешанных хвойно-широколиственных лесов с *Juglans cinerea* L., *Tilia, Ginkgo, Alnus* sp. sp., бамбуками и пр. Таким образом, к настоящему времени указанные зональные типы растительности как бы сдвинулись к югу. На самом деле, конечно, произошло совершенно иное. Третичная растительность северо-востока Азии почти целиком вымерла in situ, а современные зоны темнохвойных и смешанных лесов сформировались также in situ из более богатых третичных лесов тургайского типа, расположенных в этих широтах. Это подтверждается недавним нахождением в бассейне р. Суйфун, в плиоценовых отложениях, в составе верхнетургайского ископаемого комплекса остатков ели типа *Picea ajanensis*.

19. Тип Betuleta lanata. Аналогичный путь развития прошли леса (чаще рощи) шерстистой березы (*Betula lanata* V. Vassil.), близко родственной камчатской эрмановой березе и японской ильмолистной. Как порода еще более холодостойкая, чем аянская ель и белокорая пихта, в третичное время шерстистая береза (вернее ее предковая форма) в тургайских лесах, как и в настоящее время в дальневосточных, была приурочена к верхнему вертикальному поясу лесов и, может быть, также к северной границе последних. В настоящее время в Японии родственный ей вид — *Betula ulmifolia* S. et Z. — произрастает в качестве примеси к смешанным хвойно-широколиственным лесам, а в субальпийском поясе в виде кустарниковой формы образует небольшие рощицы. На Курильских островах эта же порода, как и *B. lanata* V. Vassil. на материке, идет на север далее смешанных и даже хвойных лесов. Комплекс сопровождаю-

[1] Ель, близкая аянской, указывается С. В. Обручевым (1946), по определению А. В. Ярмоленко, для олигоценовой флоры Тункинской котловины.

щих ее видов в своей основной части, как показано нами в одной из работ (1941), посвященных ей и близко родственным видам, является общим с дальневосточными смешанными лесами. Это обстоятельство, как и наличие родственных связей с березой ильмолистной (*B. ulmifolia* S. et Z.), и березой ребристой (*B. costata* Trautv.), типичными спутниками хвойно-широколиственных лесов — дериватов тургайского комплекса, дает нам право настаивать на том, что береза шерстистая, как и все близко родственные ей виды, вычленилась из смешанных лесов в результате деградации последних. Наряду с камчатской эрмановской березой она представляет наиболее изменившееся звено этих лесов, приспособившееся к условиям современного сурового климата севера восточной Азии. Поэтому мы не можем согласиться с трактовкой этого элемента как берингийского (Сочава, 1944, 1945а). Систематические связи каменной березы лежат на юге. *Betula* cf. *Ermani* Cham. была найдена в олигоцене Кореи (свиты Чоки, Рюда и Кисиу-Мейсен) совместно с широколиственными и хвойными породами.

20. Тип Lariceta. В составе дальневосточных лесов в настоящее время видное место занимают лиственичники, образованные различными видами *Larix: L. olgensis* A. Henry, *L. Middendorffii* B. Kolesn., *L. Komarovii* B. Kolesn., *L. kurilensis* Mayr., родственных по большей части *Larix sibirica* Ldb. (Колесников, 1946). Эти молодые виды в лице их общей предковой формы в качестве незначительной примеси входили в состав смешанных третичных лесов. В настоящее время леса из этих пород, как, например, леса из даурской лиственицы в северной части области дальневосточных смешанных лесов, занимают большие площади и имеют тенденцию к дальнейшему расширению последних.

В. Б. Сочава (1945а, стр. 24) считает, что «лиственица, в историческом прошлом представленная на северном Сихотэ-Алине в качестве примеси в составе преобладавших в районе темнохвойных лесов, в процессе естественной эволюции растительности и в связи с изменением климата и других условий существования растительности, имеет тенденцию к расширению первоначально занимаемой ею территории и к образованию чистых древостоев». В. Б. Сочава современный процесс расширения площади лиственичников совершенно правильно считает естественной эволюцией, лишь стимулируемой лесными пожарами. Правда, положение лиственичников на Сихотэ-Алине весьма неустойчиво, так как при отсутствии вмешательства человека под пологом лиственицы рано или поздно появляется подрост темнохвойных пород, идущих ей на смену. Но, с другой стороны, такая быстрая смена темнохвойных лесов лиственицей указывает на слабую устойчивость их, на их недостаточную сопротивляемость.[1]

Последнее обстоятельство весьма красноречиво подтверждается современной инвазией комплекса даурской лиственицы — *Larix dahurica* Turcz. Весь север Амурской области, особенно в равнинной его части и по долинам рек, в основном покрыт лесами из этой породы, но вообще ее ассоциации распространены значительно шире, встречаясь в различных условиях рельефа и в различных экологических ситуациях. Наиболее доступными путями для экспансии даурской лиственицы являются долины рек с их температурными инверсиями. Именно по ним происходит распространение ее насаждений. Широкую дорогу для продвижения даурских лиственичников представляют также плохо дренированные равнины и, на-

---

[1] Более подробно этот вопрос разобран нами в специальной работе (В. Н. Васильев. Происхождение лиственичных лесов южного Приморья. Бот. журн., № 4, 1951).

конец, плоские вершины гор. По этим элементам рельефа с более холодными почвами (в пределах Амурской области, Малого Хингана и в Удском районе с вечной мерзлотой) и вклинивается даурская лиственица в область третичных лесов. Инвазия ее, повидимому, имеет место и в настоящее время. Но не следует упускать из виду, что темпы и масштабы вытеснения лиственицей темнохвойной дальневосточной тайги обязаны также вмешательству человека. Даже на Охотском побережье, в районе порта Аян (56° с. ш.), лиственица, заселившая площади, занятые аянской елью, после вырубки последней снова вытесняется ею. Тем более это естественно к югу от Аянского района в области Сихотэ-Алиня.

В третичное время в составе дальневосточных лесов, кроме перечисленных элементов, имелись, как показывают ископаемые материалы, буковые леса (*Fagus Antipovi* Heer) с дзельквой (*Zelkova crenata* Spach.?) и каштаном (*Castanea*). В настоящее время леса этого типа уцелели в Китае и Японии. Очевидно, эта наиболее термофильная группа вымерла в плейстоцене или даже в плиоцене.

21. Тип Pineta pumila. В составе растительности Дальнего Востока, кроме третичных лесов и их дериватов антропогенного происхождения, как указывалось выше, значительную роль играют бореальные элементы во главе с лиственицей. Но, кроме последней, в верхних поясах господствует субальпийская флора во главе с кедровым стлаником — *Pinus pumila*. Эта группа на Сихотэ-Алине занимает отдельные конические вершины, острые гребни и верхние части склонов (1100—1300 м). Кроме господствующего кедровника, всегда встречается мощно развитый *Rhododendron aureum* Georgi, а также *Alnus fruticosa* Rupr. и *Betula Middendorffii* Trautv. et Mey. Последняя не доходит до южного Сихотэ-Алиня. Тип Pineta pumila, как и следующий тип — Ericeta, расположенный в альпийском поясе, для флоры Приморья и Приамурья представляют недавних пришельцев с севера, появившихся там в связи с усилением сибирского антициклона и расселившихся на местах, освобожденных более термофильной лесной флорой Дальнего Востока. К северу роль двух последних типов быстро возрастает. Это наиболее молодые элементы во флоре Приморья и Приамурья, очевидно прогрессирующие там, как и лиственичники.

Таким образом, во флоре Приморья и Приамурья мы можем выделить четыре наиболее мощные группы флорогенетических элементов: 1) смешанные неморальные леса и их современные дериваты, 2) лиственичные леса и их дериваты, 3) субальпийские заросли кедровника и 4) верещатники — Ericeta («гипсохтонная тундра»). Три последних элемента — молодые во флоре Приморья и Приамурья, сформировавшиеся на протяжении конца плиоцена и четвертичного периода. О них более подробно будем говорить во второй части нашей работы. Что же касается группы третичной растительности, то ее необходимо, в свою очередь, разделить на естественную и антропогенную. Первую подгруппу В. Б. Сочава предлагает разделить на угасающих и процветающих реликтов. К угасающим реликтам он относит грабовые леса и тип Alneta japonica.

Заканчивая на этом обзор флорогенетических элементов дальневосточных смешанных лесов, мы прекрасно сознаем его неполноту, объясняемую недостаточным знакомством с историей развития флоры Дальнего Востока в лице его отдельных систематических групп. Но работа над собственно историей развития флоры представляет самостоятельную задачу. Нам же в этой главе надо было лишь показать, что эта флора состоит из разновозрастных, различного экологического облика и различного географиче-

ского происхождения флорогенетических элементов. Если отрешиться от частностей, то общее правило, которому подчиняется распределение последних по рельефу, следующее. Чем ниже по рельефу и чем в более защищенных топологических условиях, сохранивших обстановку древних времен, обитают те или иные представители флоры, тем они древнее. И, наоборот, чем выше они по рельефу, тем моложе. Самыми молодыми являются представители флоры верхних растительных поясов: субальпийского, альпийского и гольцового. Даже если те или иные виды этих поясов принадлежат к древним группам, то сами по себе эти виды являются, как правило, молодыми ветвями последних. Из этого правила, само собой разумеется, имеются исключения, но тогда эти виды представляют древние реликты, наличие которых мало вяжется с окружающей их фитоценотической обстановкой. Подобным примером является *Microbiota*, *Macropodium* и некоторые другие.

К вопросу об области первоначального развития тургайского комплекса

По обычному представлению, сложившемуся со времени появления работ Геера (Heer, 1869—1883), а у нас особенно под влиянием идей, развиваемых в работах А. Н. Криштофовича, «арктотретичная» флора А. Энглера (Engler, 1879), или «тургайская» флора А. Н. Криштофовича, корни своего происхождения ведет из арктических областей. Эта точка зрения базируется на том бесспорном положении, что в ряде областей современной Арктики (Новосибирские острова, север Якутии, Чукотско-Анадырский край, Гренландия, Шпицберген, Аляска и др.) в верхнемеловых и палеогеновых отложениях найдена теплолюбивая флора, родовой, а частично и видовой состав которой имеет много общего с якобы позже сформировавшейся и широко распространенной в умеренном поясе тургайской флорой. Отсюда логически неизбежно напрашивается вывод о генетических связях этих флор, причем арктическая считается родоначальной по отношению к тургайской. С этим представлением согласуется мнение многочисленного ряда исследователей (Studt, 1926; Сьюорд, 1936; Pax, 1902; Wettstein, 1935; Попов, 1927; Малеев, 1935, и многие другие) о северном происхождении большинства родов современных *Abietineae* и двудольных, А. П. Ильинского (1937), В. П. Колесникова (1946) и Н. В. Дылиса (1947) — о северном порисхождении рода *Larix*, и др.

Так, например, А. Сьюорд пишет: «есть факты, которые заставляют думать, что современные флоры начали свою головокружительно блестящую карьеру в северных широтах, откуда они, быстро распространяясь, заселили весь земной шар» (стр. 360). И далее: «Одной из черт верхнемеловых флор... является смешение умеренных и тропических родов, похожее на то, которое мы наблюдаем теперь во влажных лесах южного Чили, южной Японии, Австралии и Новой Зеландии. В последней части мелового периода последовательные волны высших цветковых растений под влиянием регулирующих факторов неорганического мира постепенно распространялись из арктической области и северной умеренной зоны далее». Но наряду с такими категорическими заявлениями у этого же автора можно найти и другие, в которых заметны некоторые колебания. Так, на стр. 343 того же труда Сьюорд пишет, что древнейшая из цветковых меловых флор — флора Гренландии, но тут же добавляет: «Нужно указать, что геологический возраст этих арктических слоев с растительными остатками не был определен с той точностью, которой можно достичь в хорошо изученных районах». Далее (на стр. 345), он говорит, что «повидимому, совершенно правильно заключение, что ни в одной части света обычные

типы покрытосеменных не сохранились в таких древних отложениях, как в Гренландии». По поводу этого редактор данного труда А. Н. Криштофович делает следующее замечание: «Последнее утверждение Сьюорда еще требует подтверждения, так как в мало чем отличающейся обстановке, среди ряда саговников, как *Nilssonia, Pseudocycas,* наравне с *Podozamites*, процветала флора двудольных на Сахалине. В гораздо более древних слоях Сучана, в совершенно юрской обстановке жила *Aralia lucifera* Krysht., а в последнее время на Колыме открыто другое двудольное того же типа в окружении обычных типов «юрской» флоры с никанскими элементами». Высказывая это, А. Н. Криштофович тут же оговаривается: «Но во всяком случае Арктика вместе с крайним востоком и северо-востоком Азии явилась очагом, где возникла и окрепла флора покрытосеменных, прежде чем выступить в победоносный поход для завоевания мира». А. Н. Криштофович в одной из своих работ (1933а) пишет, что «добазальтовая» флора Гренландии является предшественницей тургайской широколиственной листопадной флоры Аляски и Евразии. В другой работе (1946), говоря о происхождении покрытосеменных, он пишет: «Покрытосеменные могли скорее всего возникнуть интразонально, пятнами, прежде всего, например, на арктической суше при стимулировании процесса охлаждения и вообще растущей суровости условий существования, в частности в условиях континентализации климата. Затем эти формы расселялись к югу циркумполярно, чем только и можно объяснить более или менее одновременное появление их в средних широтах Европы, Азии и Северной Америки» (стр. 54).[1] Высказывание подобного рода со стороны А. Н. Криштофовича не единственное, и он находит в этом отношении широкий круг сторонников и последователей. Как указано выше, эта точка зрения не случайна, а обусловлена историей развития палеоботанических знаний. Случайным здесь является лишь то обстоятельство, что сведения о древних флорах определенного типа первоначально поступили из арктических областей и поэтому создалось впечатление, что центром развития широколиственных лесов явилась Арктика. Когда несколько позже стали известны ископаемые флоры из средних широт, то им приписали более молодой возраст, что иногда было правильно, а иногда и неправильно, как это было, например, с флорой Буреинского Цагаяна.

Вместе с тем у А. Н. Криштофовича можно найти высказывания, в которых он как будто подвергает сомнению идею об арктическом происхождении тургайского комплекса. Вспомним, например, его критическое замечание по поводу утверждения Сьюорда (1936). «Надо отметить, — пишет он, — впрочем, что и вне пределов Евразии верхнемеловая флора не носила каких-либо значительных отличий, так как состав южноамериканской флоры мало чем отличается от европейской» (стр. 9). На следующей странице читаем: «По сравнительно очень широкому распространению однообразной флоры видно, что верхнемеловая эпоха была временем относительного покоя и широкого распространения одного и того же типа растительности». Далее (стр. 14) сомнения А. Н. Криштофовича выступают уже яснее. Он пишет: «Я не буду говорить, что верхнемеловая флора Буреи (цагаянская) находится непосредственно на месте своего первого возникновения. Возможно, что главный очаг видообразования находился в бассейне р. Амура и восточной Азии вообще, но возможно, что он был где-нибудь на арктическом континенте». «Повидимому, вся область, охва-

[1] В последние годы А. Н. Криштофович значительно отошел от этих взглядов, что, в частности, видно из работы, публикуемой в данном сборнике.

тывающая Дальний Восток и Арктику, была областью превращения древней смешанной, с точки зрения взгляда на нынешние флоры, во флору умеренного пояса». На стр. 15 А. Н. Криштофович высказывается еще более определенно: «Нужно считать, что здесь, напр., в бассейне Амура, в Японии, в Китае, Корее и северном Китае, третичные умеренные или, собственно говоря, наши современные, какими они являются теперь, флоры воцарились с конца мелового периода».

Наряду с этой гипотезой высказывались и другие: местом возникновения покрытосеменных растений выставлялись гипотетический материк в Тихом океане — Пацифик (Hallier, 1912; Мензбир, 1922), Гондвана (Thomas, 1925), Ангарида (Arldt, 1922), тропики (Голенкин, 1927).

Если оставить в стороне гипотезу Арльдта, то все остальные (пацифическая, гондванская и тропическая) имеют между собой много общего, так как и гипотетический Пацифик и значительная часть Гондваны расположены в тропиках. Поэтому по существу речь может идти лишь об арктическом или тропическом присхождении покрытосеменных, а в связи с этим разрешается и вопрос о происхождении «тургайского комплекса».

Что же касается воззрений Арльдта, то при его широком понимании Ангариды, включающей весь юго-восток Азии, Малезию и Полинезию, трудно его взгляды отграничить от предыдущих.

Предварительный подсчет семейств по характеру их распределения уже дает значительный материал для разрешения поставленного вопроса. Из 240 семейств (по другим данным 295), пишет М. И. Голенкин, 70 являются исключительно тропическими, 90 имеют представителей как под тропиками, так и вне их, хотя главное ядро их тропическое; 20 семейств расположены разорванно или равномерно и под тропиками и в более высоких широтах; 40 семейств являются почти исключительно бореальными и около 20 южными. Но, как увидим ниже, ряд бореальных семейств имеют родственные связи под тропиками.

В дальнейшем будет показано, что значительная часть разбираемых нами групп тяготеет к восточной или юго-восточной внетропической Азии, но это-то и представляет большой интерес с историко-ботанической точки зрения, показывая, как тропические типы, переходя в теплоумеренные условия, постепенно трансформировались в современные бореальные.

Палеоботаник Берри (E. Berry, 1930) считает, что в узком смысле слова верхнемеловые флоры расположены на Аляске и Гренландии, но, с другой стороны, флоры того же возраста найдены в северной Европе и восточной Азии. Он вообще ставит под сомнение (стр. 11) арктическое происхождение покрытосеменных. «В действительности, пишет он, — мы совершенно не знаем ранней истории покрытосеменных и теория о их северном происхождении целиком иллюзорна. Появление их в значительных количествах в поздних нижнемеловых отложениях (апт и альб) в таких далеко друг от друга отстоящих местах, как Мэриленд и Виргиния, Англия, Португалия и Новая Зеландия, без признаков примитивного строения, что особенно подчеркивается окаменелой древесиной, описанной из Англии, заставляет относить происхождение покрытосеменных вглубь мезозоя и ставит вопрос о тропическом происхождении этой группы, как утверждают это некоторые ученые».

Мы не можем согласиться с Е. М. Лавренко (1938) и Ю. Д. Клеоповым (1941), а также с В. Б. Сочава (1946), что современная неморальная растительность насчитывает по меньшей мере три центра происхождения своих компонентов: восточную Азию, Северную Америку и Арктику. Принимая восточную Азию в качестве основной области возникновения не-

моральной тургайской флоры и современных ее дериватов, а также допуская возможность последующего обмена мигрантами между различными областями, занятыми тургайским комплексом, мы решительно возражаем против возможности миграций неморального комплекса из Арктики в умеренные широты. Миграции любого комплекса возможны только в том направлении, по которому происходит ослабление фитоценотического и флористического сопротивления, да и то лишь в случае, когда для наступающего комплекса изменение общих природных условий в том направлении оказывается благоприятным. Для миграции неморальной растительности с севера на юг благоприятных условий не было, так как она прежде всего встретила бы с юга фитоценотическое сопротивление со стороны неморальных же комплексов, населявших более южные широты. В связи с этим весьма большой интерес представляет следующая мысль А. Н. Криштофовича: «Для нас остается еще мало понятным один факт из развития флоры крайнего востока — в миоцене там еще широко развивалась *Comptonia* и *Liquidambar* и к четвертичному периоду — *Juglans cinerea* L. Теперь *Liquidambar* остался лишь на о. Тайвань и в южном Китае, хотя *Juglans* и *Comptonia* далеко не требовательны к условиям в Северной Америке. Что заставило их исчезнуть, если они имели полную возможность, особенно *Comptonia* и *Juglans*, мигрировать к северу и к югу, спускаться в долины и подниматься в горные зоны и если до сих пор во флоре Японии осталось еще много элементов гораздо более нежных и требовательных, чем *Comptonia*, нам неизвестно» (1936, стр. 108). К примерам, приведенным А. Н. Криштофовичем, можно добавить еще следующие: *Picea Wollosowiczii* Suk. и *P. anadyrensis* Krysht. нашего северо-востока, *Pinus monticola* D. Don. (найденная в ископаемом состоянии на Омолое) и ряд других представителей позднетретичной и плейстоценовой флоры северо-востока Азии. Почему они не о т с т у п и л и к югу, где могли бы найти для себя благоприятную климатическую обстановку? Все дело в том, что на юге эти породы имели не менее сильных, чем они сами, конкурентов: *Juglans cinerea* L. — *J. manshurica* Rupr., *Picea anadyrensis* Krysht. и *P. Wollosowiczii* Suk. — *P. ajanensis* Fisch. и т. д. Наконец, не обязательно, чтобы налицо была конкуренция со стороны близко родственных видов, иногда бывает достаточно отсутствия соответствующей «ниши», куда бы мог проникнуть данный вид, или же необходимых топографических условий. Поэтому мы берем на себя смелость со всей категоричностью утверждать, что миграции неморальной флоры с севера на юг в область другой неморальной флоры совершенно исключены.

Эту мысль в качестве тезиса можно формулировать так: каждый флористический комплекс при распространении встречает сопротивление со стороны сходного с ним комплекса, находящегося в условиях, не худших, чем первый. Только в случае деградации какого-либо комплекса под воздействием среды возможно проникновение в область, занятую им, какого-либо другого комплекса, но последний должен быть иного типа и обладать видовым составом, приспособленным к более суровым условиям. В качестве примера можно привести вытеснение на Дальнем Востоке лиственичными лесами темнохвойных, темнохвойными — смешанных, распространение аркто-альпийской и арктической флоры на освободившиеся от лесной флоры вершины гор Сихотэ-Алиня, вытеснение болотной растительностью растительности сухих местообитаний при заболачивании последних и т. д., и т. п.

Наступающим обычно бывает комплекс видов [флора], находящийся в относительно более суровых условиях и вполне приспособившийся к

этим условиям. Приобретенная им закалка дает ему, при прочих равных условиях, преимущество в борьбе за существование с комплексами, оказавшимися в таких же условиях, но не успевшими приспособиться к ним, и в силу этого деградирующими, как в выше приведенных примерах. По этим же соображениям мы и не можем согласиться с гипотезой арктического происхождения тургайского широколиственного комплекса. Этому, наконец, противоречат фактические данные — отсутствие в современной флоре смешанных дальневосточных (полагаем, что и любых других) лесов — представителей третичной флоры более северных широт, на что указывалось выше. Они все вымерли in situ, не сдвинувшись с места. Деградирующая флора вымирает, лишь процветающая распространяется.

В этом смысле, следуя Е. В. Вульфу (1944), необходимо признать гипотезу о миграции с севера широколиственной или вернее смешанной третичной флоры на юг совершенно неприемлемой и даже ненужной, как увидим ниже при анализе палеоботанического материала.

Но в составе некоторых современных родов или даже семейств действительно имеются группы арктического или субарктического происхождения. Из них можно указать на лиственицы из секции *Pauciseriales* Patschke [*Larix sibirica* Ldb., *L. dahurica* Turcz., *L. laricina* (Ou Roi) C. Koch., *L. alaskensis* W. Wight. и др.], на роды *Diapensia, Dryas, Euphrasia, Sibbaldia, Saxifraga,* некоторые роды злаков (*Dupontia, Arctophila, Phippsia*), некоторые группы мхов и лишайников, некоторые группы берез, ив, осоковых и т. д., но все эти группы бесспорно молодого возраста, не превышающего плейстоцен. Когда же речь идет о происхождении третичного комплекса широколиственных листопадных лесов, то имеются в виду группы древнего происхождения, дата появления которых восходит к меловому периоду или по меньшей мере к палеогену. Но при разборе подобных групп с точки зрения их филогенеза обычно, как правило, оказывается, что родственные связи их ведут к югу и в большинстве случаев к юго-восточной Азии, в том числе к Японии и Маньчжурии. Приведем несколько примеров. Исследования А. И. Поярковой (1939а) о кленах СССР показали, что представители рода *Acer*, относящиеся к различным современным секциям, известны из палеогеновых отложений и арктических (Гренландия, Исландия, Шпицберген, северо-восток Азии, Камчатка, Аляска) и умеренных областей. Это доказывает, что дивергенция рода *Acer* и его распространение в Голарктике произошли, очевидно, еще в меловом периоде. Область происхождения всего рода в целом, по мнению А. И. Поярковой, лежит в юго-восточной Азии, преимущественно в Японии и центральном Китае. Кроме того, известно, что сем. *Aceraceae* и *Hyppocastanaceae*, свойственные северному полушарию, находятся в тесных родственных связях и могут быть объединены с чисто тропическим семейством *Sapindaceae*, обладающим более примитивными признаками (Radlkofer, 1896). Эти связи противоречат арктическому происхождению рода *Acer*. Правда, в противоположность этому Пакс (Pax, 1902) прежде считал за первоначальный центр развития рода *Acer* приполярную область, откуда, по его мнению, клены мигрировали на юг по различным направлениям. Но позже (1926) под влиянием фактов географического распространения кленов он признал несостоятельность своих прежних взглядов и считает более вероятной родиной рода восточную Азию. То же самое можно было бы повторить относительно рода *Trapa*. В эоцене и олигоцене представители его были на Аляске и на юге Северной Америки (Вилкокс), в Сибири (Тункинская котловина) и в Западной Европе. Из верхнемеловых отложений известны листья *Trapa* из пустыни Бетпакдала (Ярмолен-

ко, 1935) и плоды из третичных отложений с Аляски (Heer, 1878). Этот род считается у геологов «показательным» и «руководящим» для третичной листопадно-широколиственной флоры умеренных широт. Но если он столь характерен для этой флоры, то, так же как и весь комплекс (как принято полагать), он должен был иметь северное происхождение. На самом же деле род *Trapa* и в прошлом и в настоящем обнаруживает сильные южные связи и почти никаких северных. Наиболее древние представители его были связаны с тропической, субтропической и с теплоумеренной флорами современных умеренных широт Голарктики. И в настоящее время значительная часть его ареала расположена в тропических (Цейлон, Индия, Индонезия, Индокитай и Тайвань) и субтропических областях.[1] В составе дальневосточных смешанных лесов имеется род *Codonopsis* Wall., ареал которого от Амура тянется на юг до Непала, а оттуда до Туркестана. Этот представитель флоры лесов умеренного типа на юге приурочен исключительно к горным лесам. Род обнимает около 23 видов, большая часть которых (около 18 видов) сосредоточена в южной части ареала [южный Китай, Бирма, Непал и Сикким (Комаров, 1908—1909)]. Родственные связи маньчжурских и туркестанских видов *Codonopsis* тяготеют к югу, так как они входят в состав серий, представленных главным образом в южной части ареала рода. Таким образом, связи дальневосточных видов с туркестанскими идут через южные горные цепи (Via australis). Никаких намеков на северные, тем более на арктические связи нет и, повидимому, не может быть. Наиболее родственным к исходному типу рода, близкого к *Campanumoea*, является центральнокитайский вид — *C. Tangschen* Oliver. Филогенетически с ним связан наш дальневосточный *Codonopsis silvestris* Kom. Упомянутый выше род *Campanumoea* распространен в Индо-малайской флористической области, частью в Гималаях, Китае и Японии. Близкий к этой группе род *Wahlenbergia*, имеющий одного представителя в составе растительности Дальнего Востока (*Wahlenbergia homallanthina* DC.)[2] также распространен главным образом в южных, частично тропических, областях. Сюда же тяготеет род *Platycodon*. Подобную же картину распространения обнаруживает род *Syringa*, представители которого имеются в составе лесов Дальнего Востока. Еще интереснее для нас род *Epimedium* L. В. Л. Комаров пишет, что «предки рода *Epimedium* свойственны были первоначально горной стране восточноазиатских Кордильер, одним из осколков которой является современная нам Япония. Отсюда он расселился в Сев. Америку и на запад по Саянам и Алтаю в Европу, но из промежуточных местонахождений был вытеснен во время оледенения» (l. с., стр. 149). Другой путь миграции на запад рода *Epimedium*, по мнению В. Л. Комарова, шел по северному берегу Тетиса. Этот момент он относит к эоцену. Род *Epimedium* выдифференцировался из некоего первоначального типа, совмещавшего в себе черты нескольких современных родов *Berberidaceae* с ползучим корневищем и раскрывающимися плодами (*Epimedium, Diphylleia, Caulophyllum, Leontice* и *Jeffersonia*). Род *Berberis* (Schneider, 1905) также, повидимому, центром своего развития имеет Японию. Отсюда можно с некоторой долей вероятности прийти к заключению о происхождении всего сем. *Berberidaceae* из юго-восточной Азии. По характеру распространения к *Epimedium* близок небольшой род *Meconopsis* из сем. *Papaveraceae* (Prain, 1906). В той же работе В. Л. Комаров на стр. 363 пишет, что род *Clematoclethra* обнаруживает генетические связи флоры Китая с тропическими прототипами (*Clematoclethra, Dillenia*)

[1] О родственных связях его с другими семействами см. ниже.
[2] *Popoviocodonia homallanthina* A. Fedor. (*В. В.*).

сем. *Dilleniaceae* и о связях ее с Индокитаем, а с этими группами тесно связан один из типичных маньчжурцев — род *Actinidia*. По мнению В. Л. Комарова, Индокитай и Китай некогда составляли единое флористическое целое и лишь позднее дифференцировались на несколько провинций. Такие роды, как *Clematoclethra, Syringa, Codonopsis,* богато представленные в центральном Китае, именно его имели центром своего развития, хотя и далеко выходили за его пределы.

Принимая за исходную точку развития караган — *Caragana chamlagu* Lam., В. Л. Комаров считает центром развития рода центральный Китай, откуда этот род разными путями расселился на запад и в пределы пустынной Центральной Азии (после осушения ее водоемов). Один из видов этого рода — *C. jubata* (Pall.) Poir. — распространился далеко на северо-восток до устья Лены и севера Охотского побережья.

То же самое можно было бы повторить и относительно групп *Polygonatae* и *Convallarinae* сем. *Liliaceae*. Наиболее примитивным из всех лилейных является подсем. *Luzuriogoideae*, распространенное по теплым побережьям Тихого океана. Это подсемейство Галлир (H. Hallier, 1924) считает за наиболее древнюю группу однодольных и выводит из нее весь этот класс. Прав он или неправ в этом отношении — это другой вопрос. Но во всяком случае, наиболее архаический представитель сем. *Liliaceae* связан с тропиками. Исходя из этого, напрашиваются определенные выводы относительно всего семейства, поскольку некоторые его таксоны несомненно более северного происхождения (умеренные широты), чем упомянутые выше. Так, например, по данным О. М. Полетико (1949), колыбелью рода *Hemerocallis* являются умеренные области юго-восточной Азии; южнее представители этого рода приурочены к альпийскому поясу гор.

Наиболее древние представители сем. *Gramineae* (*Bambuseae, Tristegineae, Phalarideae, Olyreae*) связаны с тропиками и субтропиками, в то же время молодые группы этого семейства (*Festuceae, Agrostideae* и некоторые другие) свойственны умеренным широтам и высокогорным поясам субтропиков и тропиков.

В своем труде М. И. Голенкин (1927) высказывает интересные соображения относительно происхождения некоторых групп однодольных, в том числе и относительно сем. *Juncaceae* и *Cyperaceae*. «Только расхождением на юг и север (из тропиков), — пишет он, — можно объяснить появление таких параллельных типов, как *Restionaceae, Eriocaulaceae* и *Centrolepidaceae* на южном полушарии и *Juncaceae* и *Cyperaceae* на северном» (стр. 80).

Род *Lysimachia*, представленный на Дальнем Востоке несколькими видами, имеет тропическое происхождение (Handel-Mazzetti, 1929). Этот род является наиболее древним и наиболее примитивным в сем. *Primulaceae*, что дает указание на низкоширотное происхождение более молодого внетропического рода *Primula*.

Род *Quercus* представлен как листопадными, так и вечнозелеными видами. В единстве происхождения той и другой группы едва ли приходится сомневаться. В то же время ясно, что не вечнозеленые дубы произошли из листопадных, а, наоборот, листопадные из вечнозеленых; последние содержат наиболее примитивные группы. Жесткие, глянцевитые листья листопадных видов дуба являются отголосками их происхождения от вечнозеленых. У некоторых видов (например, *Quercus mongolica* Fisch.) листья не опадают очень долго, частично до весны. Представители этого рода часто фигурируют в списках ископаемых третичных флор умеренных широт Евразии; но из предыдущего видно, что родственные связи их тяготеют не к северу, а к югу. В. П. Малеев (1935) придерживается противо-

положной точки зрения. Так, на стр. 303 он пишет: «Повидимому, можно считать установленным, что первые этапы эволюции той древней группы, из которой развились современные нам виды подсекции *Robur,* проходили в арктических странах; таким образом, эти дубы относятся к северной ветви рода *Quercus*, производными которой являются не только европейско-переднеазиатская подсекция *Robur,* но и аналогичные ей группы североамериканских дубов и весьма близкая к ней восточноазиатская группа *Diversipilosae*, представитель которой *Q. mongolica* Fisch. чрезвычайно сходен с некоторыми видами подсекции *Robur,* особенно с *Q. iberica* Stev., но вместе с тем имеет некоторые особенности, например строение коры, сближающие его с североамериканскими представителями *Eulepidobalanus*». Геер (O. Heer, 1869—1883) пишет, что в открытых и описанных им третичных арктических флорах имеется ряд форм, которые несомненно близки к примитивным видам подсекции *Robur* и восточноазиатскому *Q. mongolica* Fisch. Особенно много дубов этого типа в олигоценовой флоре Аляски.

Отсюда с несомненностью ясно лишь то, что дубы подсекции *Robur* и близкие к ней в олигоцене и миоцене были уже широко распространены по всей Голарктике. Данные Чени (Chaney, 1944) говорят о широком распространении дубов, родственных *Q. mongolica* Fisch., в плиоцене Невады, Калифорнии и Орегона. Дубы, родственные этому виду, и в настоящее время имеются в Северной Америке. Остальные рассуждения В. П. Малеева и других сторонников арктического происхождения рода *Quercus* или хотя бы его подсекции *Robur* не выдерживают критики. Сам В. П. Малеев пишет, что дубы с вечнозелеными листьями обладают более примитивными признаками по сравнению с листопадными. По мнению Ф. Кразана (Krassan, 1886, 1887), листопадные формы дубов произошли от вечнозеленых. Так, он считает, что вечнозеленый дуб *Q. tephrodes* Ung. из миоценовых отложений Кроатии является родоначальником современных листопадных *Q. robur* L., *Q. sessiliflora* Salisb. и *Q. lanuginosa* Thuil. По мнению того же исследователя, этот вид дуба является родоначальником близких к подсекции *Robur* североамериканских форм. Можно, конечно, оспаривать роль *Q. tephrodes* Ung. как исходной формы, но нельзя опровергнуть основной идеи концепции Кразана о происхождении листопадных форм дуба от вечнозеленых. Гипотеза об арктическом происхождении их рушится само собой. Опровергается она и палеонтологическими данными, морфологией и некоторыми данными из современного распространения и эволюции в пределах рода *Quercus*. Так, по данным Дильса (Diels, 1905), *Q. ilex* L., произрастающий в Китае, к югу от хр. Цин-Лин и по его южным склонам, является вечнозеленым, но при перевале через хребет на его северные склоны постепенно принимает свойства листопадной породы. Таким образом, процесс превращения вечнозеленых пород в листопадные происходит на наших глазах, как он происходил и в прежние геологические эпохи. Род *Quercus* в центральном Китае и Японии представлен более чем 40 видами, не менее половины которых являются вечнозелеными.

Род *Quercus* насчитывает в своем составе более 200 видов. Близкий к нему род *Pasania*, отличающийся от него лишь расположением мужских соцветий и строением рыльца, имеет 100 видов. Таким образом, оба эти рода имеют более 300 видов. Огромное большинство их распространено в тропических областях Северной Америки, Азии, Полинезии, а также в Средиземноморье. Род *Pasania* почти целиком распространен в тропической Азии и Полинезии и только некоторые виды имеются в Новой

Зеландии, Калифорнии и южной Японии. Большая часть видов рода *Quercus* является вечнозелеными и произрастает в тропиках и субтропиках. Ископаемые виды ближе стоят к современным тропическим. Секция *Robur*, о которой речь шла выше, неизвестна до неогена или конца палеогена. На этом основании М. И. Голенкин (1927) пишет следующее: «Трудно представить себе, чтобы северные дубы дали начало подавляющей по числу видов и широко распространенной на ряде континентов массе тропических видов» (стр. 81).

Род *Carpinus* в восточной Азии, в частности в центральном Китае и прилегающих к нему областях, представлен 9 видами. К северу видовое обилие быстро уменьшается и на самом юге советского Дальнего Востока имеется всего один вид — *Carpinus cordata* Blume. На Кавказе произрастают 3 вида граба, систематически близких друг другу и европейскому *Carpinus betulus* L. Таким образом, центром наибольшего видового разнообразия, а также типового многообразия рода *Carpinus* является юго-восточная Азия.

Род *Fagus* представлен здесь 5 видами, с одной стороны, тесно связанными с японскими *F. Sieboldii* Koehne и *F. japonica* Max., а с другой — с восточносредиземноморскими *Fagus orientalis* Lipsky и европейским *F. silvatica* L. Отсюда видно, что центр современного многообразия этого рода также расположен в юго-восточной Азии.

Род *Betula* на Дальнем Востоке, в Японии и Китае представлен в типовом отношении богаче, чем где-либо. Здесь имеются представители древнейших секций этого рода, например, секция *Ermani* (Nakai) V. Vassil. Наибольшее видовое разнообразие этой секции (13 видов) находится в восточной Азии, на Кавказе — только 3, в Северной Америке — 1 (Васильев, 1942б). Кроме того, на Дальнем Востоке имеются такие представители древних ветвей рода *Betula*, как железная береза — *Betula Schmidtii* Rgl., черная, или даурская, береза — *B. dahurica* Pall., стоящие довольно изолированно в системе рода. В Японии имеются представители другой древней секции рода — секции *Lentae* Rgl. в количестве 3 видов, а 3 вида этой секции распространены в атлантической Северной Америке. Отметим также, что в Японии имеются такие архаичные виды, как *B. globispica* Shirai и *B. corylifolia* Rgl. et Max.

Роды *Corylus, Ostrya, Ostryopsis* также имеют центр своего многообразия в восточной Азии. Таким образом, ряд родов сем. *Betulaceae* имеет центром своего развития восточную Азию. Отсюда, казалось бы, вполне законно предположение о восточноазиатском происхождении всего этого семейства.

Н. В. Ковалев (1940) в работе, посвященной географии плодовых растений подсем. *Pomoideae*, показал, что роды *Malus, Pyrus, Crataegus, Sorbus* происходят из мезофильных лесов восточной Азии. Распространяясь отсюда на запад, они постепенно утратили свои первоначальные гигрофильные черты, что дало им возможность расселиться в лесостепных, степных и даже в полупустынных областях. Особенно наглядно это иллюстрируется родами *Pyrus* и *Malus*. Они имеют сходное происхождение и сходные ареалы. Восточноазиатские виды этих родов рано цветут, не имеют периода покоя, рано вступают в плодоношение. Листья у них крупные, зазубренные, большей частью голые. Ксерофитные же виды западной Азии и Европы поздно вступают в плодоношение, имеют период покоя, обладают медленным ростом и часто густо войлочноопушенными листьями.

В таком же положении находятся представители сем. *Juglandaceae*: *Juglans, Carya, Pterocarya, Platycarya, Engelhardtia* и др. Почти все роды этого семейства, в лице наиболее древних секций, представлены в центральном Китае, тогда как в других областях имеется только часть родов, а в некоторых только один род. Это доказывает юго-восточноазиатское, а может быть, даже тропическое происхождение данного семейства.[1] Как известно, представители его составляли один из заметнейших элементов в составе тургайской флоры.

Сем. *Ericaceae, Vacciniaceae* наиболее богато представлены в тропических и субтропических областях, где они к тому же являются крупными кустарниками и даже деревьями с вечнозелеными листьями. Пожалуй, ни один из самых горячих сторонников арктического происхождения тургайской флоры не рискнет доказывать, что крупные тропические и субтропические вечнозеленые формы этих семейств произошли от северных листопадных карликов. Таким образом, и эти компоненты тургайской флоры должны быть исключены из того комплекса, который имеет якобы северное происхождение.

В интересной работе И. М. Крашенинникова (1946) по филогенетическому анализу евразийских групп рода *Artemisia* высказан ряд мыслей относительно центра развития всего рода в целом и отдельных его групп в частности. Прежде всего он указывает, что наибольшее количество видов приурочено к средним широтам Азии, главным образом к тем отчасти горным, отчасти равнинным областям, которые расположены между 30 и 55° с. ш.; к югу и к северу отсюда происходит падение количества видов. В Сибири, к востоку от Енисея, значительное видовое разнообразие наблюдается до Крайнего Севера, т. е. до берегов Ледовитого океана. Далее (стр. 100) он пишет: «Исходя из общей картины современной географии видов *Artemisia*, базируясь также на характере распространения близких родов (*Tanacetum, Pyrethrum, Chrysanthemum, Crossostephium*), развитие которых, видимо, шло более или менее одновременно с развитием рода *Artemisia*, есть основание предполагать, что предковые формы последнего зародились и вышли из лесных или луговых ценозов средних и высоких широт восточной Азии. Здесь концентрируются для целого ряда систематических групп полыней те анцестральные формы, путем исторического, часто длительного преобразования которых позже возникли молодые производные в других частях общего родового ареала». «Указанные особенности в характере географического распространения видов *Artemisia*, — делает вывод И. М. Крашенинников (стр. 101), — конечно не случайны, а выражают собой определенные закономерности определенных исторических процессов». Таким образом, крупнейший знаток рода *Artemisia* связывает происхождение последнего с лесной областью, преимущественно умеренных широт восточной Азии, т. е. с той областью, где сосредоточивается видовое разнообразие всех рассмотренных нами выше систематических групп растений и наибольшая видовая насыщенность близких к *Artemisia* родов.

---

[1] Е. П. Коровиным и М. Туйчиевым (1948) подмечена интересная особенность в строении соцветия среднеазиатского грецкого ореха при вторичном (летнем) цветении последнего, сближающая его с тропическим родом сем. *Juglandaceae* — *Engelhardtia* и с родом *Platycarya*, структура соцветий которых является примитивной, исходной для структуры других родов семейства (в том числе и для рода *Juglans*). Таким образом, структура соцветия среднеазиатского вида *Juglans* при вторичном цветении является возвратом к структуре исходных форм тропического происхождения. Отсюда можно прийти к заключению о древних тропических связях рода *Juglans*.

Сем. *Araliaceae,* представители которого встречаются в ископаемых флорах верхнего мела Сахалина, северо-восточной Азии и Буреи, в настоящее время представлены в тропической и субтропической зонах большей частью деревянистыми, а на советском Дальнем Востоке и травянистыми и деревянистыми формами. Близко родственное аралиевым сем. *Umbelliferae* представлено травянистыми формами, приуроченными главным образом к умеренным зонам земного шара. Сем. *Rubiaceae,* также как и *Araliaceae* тяготеющее к тропическим областям, в наших широтах представлено исключительно травянистыми видами. То же в основном можно было бы сказать относительно сем. *Leguminosae*, порядка Ranales (*Magnoliaceae, Ranunculaceae*): Сем. *Cucurbitaceae* и *Orchidaceae,* имеющие во флоре Дальнего Востока по нескольку родов и видов, в основном принадлежат тропикам. При этом необходимо отметить, что сем. *Leguminosae* в тропических областях представлено преимущественно крупными деревьями и кустарниками, тогда как в умеренных и северных широтах количество последних падает, заменяясь травянистыми формами. Сем. *Magnoliaceae*, встречающееся во многих списках ископаемых третичных флор современных умеренных широт, в тропических и субтропических областях представлено вечнозелеными формами, а в Северной Америке, на севере Японии и на советском Дальнем Востоке — листопадными.

Из наших видов кислиц наиболее широкое распространение имеет *Oxalis acetosella* L. Она свойственна Маньчжурской флористической области, Японии, Северному Китаю, северо-западным Гималаям и, кроме того, произрастает на обширных пространствах зоны хвойных лесов умеренно холодного пояса Старого Света, а также в атлантической Северной Америке. Констатируемая здесь дизъюнкция характерна для неморальных элементов. *Oxalis acetosella* относится к секции *Acetosella* (Reiche) R. Knuth (1930), имеющей два (повидимому, вторичных) центра формирования. Один из них — южноамериканский (5 видов), связанный с третичной флорой, второй центр приходится на внетропическую часть восточной Азии (5 видов). Все это указывает на то, что *Oxalis acetosella* L. связана в прошлом, а частично и в настоящем с неморальным комплексом, и современная фитоценотическая связь ее с темнохвойными лесами нашей таежной зоны представляет вторичное явление. Эта кислица или вернее ее прототип, широко распространившийся вместе с широколиственной третичной флорой по Евразии и Северной Америке, в четвертичное время в результате деградации третичного комплекса местами вымерла (западная Америка), местами же (Евразия) при вытеснении третичных широколиственных лесов темнохвойными попала под полог последних, где и уцелела до сих пор. Таким образом, связи ее с темнохвойными лесами относительно молодые, но не она мигрировала под их полог, как полагает В. Б. Сочава (1946), распространяясь с юга из области дальневосточных лесов, а темнохвойная тайга, сменившая третичный неморальный комплекс, накрыла ее, как и многих других компонентов тургайских лесов. Что же касается *Oxalis obtriangulata* Max., то ареал ее не выходит за пределы смешанных дальневосточных лесов, а сама она в систематическом отношении близка к юго-восточноазиатским видам: *O. Griffithii* Edgew. et Hook. f., *O. hupensis* Knuth, *O. leucolepis* Diels.

В общих чертах то же самое приходится говорить и о роде *Pirola* в составе маньчжурских лесов и о позиции видов этого рода в таежной зоне Евразии. Уже П. Н. Крылов (1898) отмечал их неморальную природу и считал чуждым элементом в темнохвойной тайге. Монографические исследования Андреса (H. Andres, 1914) показали, что наибольшим видо-

вым многообразием этот род обладает во внетропической Америке. Но и на востоке Азии имеется свой центр *Pirola* — маньчжурско-японский. Ареалы близко родственных видов *Pirola* на востоке Азии обнаруживают одну интересную особенность, отмечаемую нами ниже для целого ряда древесных пород, — это растянутость их общего, серийного, ареала в меридиональном направлении. Так, например, в составе дальневосточных смешанных лесов имеется *Pirola renifolia* Max., в северной тайге замещаемая *P. chlorantha* Sw. В нашей тайге имеется *P. media* Hayne, а замещающий ее вид — *P. nephrophylla* H. Andr. является аборигеном японских широколиственных лесов. Лишь один из дальневосточных видов рода *Pirola* широко распространен в хвойных северных лесах и даже в лесотундре — это *P. incarnata* Fisch. Но в смешанных дальневосточных лесах имеются два вида, близко родственных ему, — *P. japonica* Sieb. и *P. subaphylla* Max. Имея подобную картину распространения рода, очень трудно говорить о каких-либо миграциях его с севера. Наоборот, современное положение представителей его в таежной зоне приходится рассматривать как реликтовое, в том же смысле как и положение *Oxalis acetosella* L.

Наконец, *Circaea alpina* L., *Paris manshurica* Kom., *P. hexaphylla* Cham. относятся к родам, центр видового разнообразия которых расположен в восточной Азии. Вместе с *Oxalis* и *Pirola* они в дальневосточных лесах являются представителями неморального комплекса в травяном покрове, а в северной тайге Евразии — реликтами третичных лесов.

К группе неморальных видов близка *Mitella nuda* L. Как известно, она широко распространена по всей полосе хвойных лесов Северной Америки, почти повсеместно встречается в тайге Восточной Сибири. На юге (в Японии) заменяется другим видом — *M. japonica* Miq., а в атлантических штатах Северной Америки — *M. diphylla* L. Таким образом, сама *Mitella nuda*, кроме таежной зоны, свойственна неморальным лесам, а близко родственные ей виды приурочены исключительно к ним. Поэтому рассматривать ее в дальневосточных смешанных и хвойных лесах как северного мигранта нет никакого основания.

Если возьмем таких представителей травянистой флоры, как роды *Aconitum, Anemone, Hepatica, Clematis, Atragene, Adonis, Aegopodium, Adenophora*, то увидим, что и они центр своего типового и видового многообразия имеют в восточной Азии. Некоторые из этих родов (*Aconitum, Anemone, Clematis, Adenophora*) богато представлены и на советском Дальнем Востоке (Приморье, Приамурье). Далее на север и запад количество видов очень быстро падает. Последнее обстоятельство ярко иллюстрирует наше основное положение.

В. Л. Комаров (1908—1909) в своей выдающейся работе «Введение к флорам Китая и Монголии» совершенно правильно указывает, что на основании современного обилия видов какого-либо рода в определенной области нельзя делать вывод о том, что центром развития данного рода является именно эта область, так как обилие видов может создаться за счет молодого формообразования на протяжении последних фаз геологической истории. Подобного рода центры обилия форм — центры молодого эндемизма — второго или даже третьего порядка. Древний же центр развития рода необходимо искать там, где сосредоточено наибольшее количество его древних форм. В таком положении находится группа семейств, упомянутых выше голосеменных. Средоточие этих древнейших представителей флоры цветковых растений в юго-восточной Азии, является доказа-

тельством их южного, может быть даже тропического, происхождения (см. ниже).

Древнейшие представители голосеменных в настоящее время сосредоточены в южных широтах (Япония, Тайвань, южный Китай, Индокитай, Индонезия, Австралия и др.). Сюда относятся: *Cryptomeria, Taiwania, Chamaecyparis, Podocarpus, Torreya, Thuja, Juniperus, Glyptostrobus, Taxodium, Araucaria, Cunninghamia, Cephalotaxus, Libocedrus, Microbiota* (последняя лишь в советском Приморье).

В. Б. Сочава (1944) приписывает роду *Microbiota* берингийское происхождение. Но для подобного утверждения нет никаких оснований. Наоборот, все близко родственные *Microbiota* группы, как *Biota* и др., распространены в южных областях. В таком же положении находится род *Juniperus*. Некоторые виды этого рода широко распространены в лесной зоне северного полушария, некоторые (*J. sibirica* Burgsd.) заходят даже в Субарктику. Но большинство видов этого рода распространены в горных областях южных широт (о. Тайвань, южный Китай, Индокитай, Гималаи, Афганистан, Тянь-Шань, Копет-Даг, горы Закавказья), где они часто образуют самостоятельный высотный (субальпийский) пояс. Род *Juniperus* по своей природе является горным, как и большинство голосеменных. Только в северной части своего ареала он спускается на равнины, как и многие другие породы. Реликтовая *Microbiota* приурочена лишь к горам Сихотэ-Алиня (в южной части — к субальпийскому поясу). Таким образом, в экологическом отношении эти породы весьма сходны и это сходство подчеркивается к тому же близкими систематическими связями. Ископаемые остатки голосеменных в современных высоких широтах относятся к таким немногим широко распространенным в третичное время родам, как *Ginkgo, Sequoia, Metasequoia, Taxodium, Glyptostrobus*, о центрах развития которых при современном состоянии палеоботаники трудно сказать что-либо определенное. Но представители этих родов в то же время встречались и в умеренных широтах. Поэтому приписывать им северное происхождение можно не с большим правом, чем южное.

Сложнее обстоит вопрос с хвойными северного типа (*Picea, Abies, Pinus, Larix* и др.). В работе, посвященной разработке вопросов систематики и происхождения рода *Larix*, В. Н. Сукачев (1924) на основании современного географического распространения и сравнительно-морфологического анализа приходит в выводу о юго-восточноазиатском происхождении этого рода. Ближайшим к нему, как известно, является род *Cedrus*, распространенный в настоящее время в области древнего Тетиса.

Н. В. Дылис (1947) в своей работе о сибирской лиственице развивает концепцию происхождения рода *Larix*, противоположную выше приведенной концепции В. Н. Сукачева. Он приписывает роду *Larix* арктическое происхождение. Современное географическое распространение рода, приуроченность наиболее примитивных видов к горным областям южных широт, а также палеоботанические данные (наличие лиственниц в составе ископаемых флор тургайского типа умеренных широт Евразии) служат достаточным опровержением этого взгляда. Против него говорят также систематические связи рода *Larix*, тяготеющие к южным горным сооружениям области древнего Средиземноморья (Сукачев, l. c.).

Кроме ссылок на палеоботанические данные, ценность которых будем разбирать ниже, сторонники арктического происхождения хвойных приводят ксероморфную структуру последних (узкие и мелкие листья). А. Н. Криштофович (1946) эту особенность приписывает тому, что хвойные возникли в условиях аридного климата. На следующей странице того

же труда он пишет, что пути развития хвойных, приведшие их к нынешнему состоянию, ясны — леса из *Sequoia* и *Taxodium* пришли с позднемеловой флорой с северо-востока Азии и Арктики вообще. Отсюда следует, что аридные области, в которых возникли хвойные, были расположены где-то на северо-востоке Азии и в Арктике. Но большинство ботаников и палеоботаников, в том числе и сам А. Н. Криштофович, из этих же областей ведет происхождение тургайского комплекса широколиственных листопадных лесов, что очень плохо вяжется с аридными климатическими условиями. По нашему мнению, ксероморфная структура хвойных возникла не в связи с теми или иными климатическими условиями, которые в областях распространения хвойных были скорее влажными, чем засушливыми, так как наиболее древние представители этой группы в ископаемом состоянии найдены в качестве примеси к влажным тропическим и субтропическим лесам из папоротникообразных. Ксероморфная структура хвойных находится в теснейшей зависимости от анатомического строения последних и в первую очередь от несовершенного устройства их водопроводящей сосудистой системы (трахеиды). Имея подобную проводящую ткань, они даже в условиях влажного климата не имеют избытка влаги в своих тканях, а временами, повидимому, испытывают недостаток последней. Если мы обратимся к современному географическому и высотному распространению хвойных, то увидим, что подавляющее большинство их приурочено к областям с влажным климатом, сырым влажным грунтам и горным склонам, получающим большее, по сравнению с окружающими равнинами, количество осадков. Это весьма красноречиво доказывает высказанную нами мысль. Лишь очень немногие роды и виды хвойных (*Pinus*, некоторые виды *Larix*, *Juniperus*) приспособились к областям с засушливым климатом или к сухим (физически или физиологически) субстратам. Особенно ярко наше положение подтверждается хвойными южного типа, области обитания которых (Япония, Тайвань, Малайский архипелаг, юго-восточная Азия, Флорида, Центральная и Южная Америка) отличаются мягким и влажным климатом. Даже такие широко распространенные роды, как *Taxus*, *Juniperus*, приурочены, за небольшими исключениями, к областям со значительным количеством осадков. Поэтому мы полагаем, что голосеменные, в том числе даже и так называемые хвойные северного типа (*Pinus, Picea, Abies, Larix, Tsuga*), возникли в условиях теплого и влажного климата, а наиболее древняя крупная ветвь хвойных (*Cupressaceae, Taxaceae* и др.) и в настоящее время приурочена к таким же условиям. В связи с этим нельзя согласиться с тем, что такие хвойные, как *Taxodium*, *Sequoia* и др., пришли с северо-востока Азии и Арктики вообще, как это полагает большинство ученых. Если также дифференцированно, а не огульно подойти к ряду других родов, представители которых входили в состав тургайской флоры, то увидим, что еще в верхнем мелу или по крайней мере в палеогене представители многих из них уже были широко распространены в различных широтах, от Арктики до субтропиков. В качестве примера можно взять такие роды, как *Populus, Betula, Salix, Corylus, Alnus, Carpinus, Viburnum* и многие другие. Представители родов *Carpinus, Populus, Betula, Alnus, Corylus, Salix* фигурируют в ряде списков ископаемых верхнемеловых и третичных флор самых различных мест (Аляска, Анадырь, Новосибирские острова, Сахалин, бассейн Буреи, Приморье, Сибирь, Европа и т. д.). Поэтому нет никакого основания вести происхождение их из Арктики. Самым правильным методом решения поставленного вопроса был бы метод монографической обработки систематического состава каждого

рода и семейства, входивших в состав тургайской флоры, в связи с историей их развития и распространения. Но и отдельные группы, приведенные выше для примера, достаточно ясно доказывают высказанную нами точку зрения на происхождение тургайского комплекса. Частным подтверждением ее является одна интересная особенность строения ареалов некоторых генетических видовых рядов восточной Азии.

Эти ареалы вытянуты с юга на север, а не с запада на восток и если и имеют форму эллипса, согласно давно ставшим классическими представлениям А. Декандоля, то большая ось эллипса вытянута в меридиональном, а не в широтном направлении. Этот широко распространенный в восточной Азии совместный тип ареалов близко родственных видов имеет свое объяснение не только в современных физико-географических условиях, что несомненно, но, очевидно, коренится также в условиях глубокой древности. В качестве примера такого рода ареалов можно взять следующие группы.

Список некоторых групп (серий) близко родственных видов, расположенных меридионально

№ серий	Название серии	Ареал	Высотный пояс
1	*Podocarpus (Eupodocarpus)* Nakai Hayata.	О. Тайвань	Вечнозеленые субтропические леса.
	P. (Eupodocarpus) macrophylla Don.	Япония	Вечнозеленые субтропические леса. Пояс широколиственных листопадных лесов.
2	*P. nankoensis* Hayata.	О. Тайвань	Вечнозеленые субтропические леса.
	P. Nageia (nagi) Thunb.	Ликейские острова и юг о. Кюсю	Вечнозеленые субтропические леса. Пояс широколиственных листопадных лесов.
3	*Cunninghamia Kawakamii* Hayata.	О. Тайвань	Вечнозеленые субтропические леса.
	C. Konishii Hayata.		Пояс хвойных южного типа.
4	*Chamaecyparis formosana* Hayata.		
	Ch. pisifera S. et Z.	Япония	Пояс широколиственных листопадных лесов.
5	*Ch. obtusa* S. et Z. *f. formosensis* Hayata.		Пояс хвойных южного типа.
	Ch. obtusa S. et Z.		Пояс широколиственных листопадных лесов.
6	*Tsuga formosana* Hayata.	О. Тайвань	Пояс хвойных южного типа.
	Ts. diversifolia S. et Z.	Япония	Верхняя ступень пояса широколиственных листопадных лесов.
7	*Pseudotsuga Wilsoniana* Hayata.	О. Тайвань	Пояс вечнозеленых субтропических лесов; пояс хвойных лесов южного типа.
	P. japonica.	Япония	Пояс широколиственных листопадных лесов.
8	*Cephalotaxus Wilsoniana* Hayata.	О. Тайвань	Верхний пояс (пояс сосны) хвойных южного типа.

Продолжение таблицы

№ серий	Название серии	Ареал	Высотный пояс
	C. drupacea S. et Z.	О. Тайвань, Япония	Пояс субтропических вечнозеленых лесов. Пояс хвойных лесов южного типа. Пояс широколиственных листопадных лесов.
9	*Taxus cuspidata* var. *chinensis f. formosana* Hayata.	О. Тайвань	Пояс хвойных северного типа. Верхняя ступень пояса хвойных южного типа.
	T. cuspidata S. et Z. var *latifolia* Hayata.	Япония, СССР (Курильские острова, южный Сахалин)	Пояс широколиственных листопадных лесов и рощи широколиственных пород за северной границей листопадных лесов.
10	*Pinus taiwanensis* Hayata.	О. Тайвань	Пояс хвойных северного типа.
	P. densiflora S. et Z.	Япония, Ликейские острова	Пояс тропических лесов, пояс субтропических лесов, пояс широколиственных листопадных лесов.
11	*P. formosana* Hayata, *P. Morrisonicola* Hayata, *P. Uyematsui* Hayata.	О. Тайвань	Пояс хвойных южного типа.
	P. parviflora S. et Z. *P. pentaphylla* Max.	Япония	Верхняя ступень пояса широколиственных листопадных лесов.
12	*Picea Morrisonicola* Hayata.	О. Тайвань	Пояс хвойных южного типа. Пояс хвойных северного типа.
	P. Glehnii Mast.	Япония, СССР (Сахалин и южные Курильские острова)	Пояс хвойных северного типа.
13	*P. hondoensis* Mayr.	Япония (о. Хонсю)	
	P. microsperma Lindl.	Сихотэ-Алинь (кроме северного), южные Курильские острова, Сахалин (Япония (о. Хоккайдо)	
	P. ajanensis Fisch.	Камчатка, северный Сихотэ-Алинь, Буреинский хребет	
	Несколько родственных видов	Гималаи	Пояс смешанных и хвойных лесов северного типа.
14	*Abies Kawakamii* (Hayata) Yto.	О. Тайвань	Пояс хвойных южного типа. Пояс хвойных северного типа
	A. Mariesii Mast. (*A. brachyphylla* Max.).	Япония (о. Хонсю)	Пояс хвойных северного типа.
	A. homolepis S. et Z.	Япония	Верхняя ступень пояса широколиственных листопадных лесов.

Продолжение таблицы

№ серий	Название серии	Ареал	Высотный пояс
15	*Abies Veitchii* (Helk. et Host.) Lindl.	Япония	Пояс хвойных северного типа.
	A. sachalinensis Mast.	Япония (о. Хоккайдо), СССР (Курильские острова, Сахалин)	
	A. gracilis Kom.	Камчатка	Отдельная роща на речной террасе.
16	*Betula ulmifolia* S. et Z.	Япония (о-ва Хонсю и Хоккайдо)	Верхний пояс лиственных лесов (или пояс каменной березы) и пояс широколиственных лесов.
	B. ulmifolia var. *kurilensis* V. Vassil.	Курильские острова	Пояс северных хвойных лесов.
	B. paraermani V. Vassil., *B. Ermani* Cham.	Сахалин, Камчатка	Самостоятельные насаждения и верхний пояс лиственных лесов.
17	*Larix leptolepis* Gord.	Япония	Смешанные леса.
	L. kurilensis Mayr.	Курильские острова, Сахалин	Самостоятельные насаждения.
	L. kamtchatica Kom.	Камчатка	Самостоятельные и смешанные насаждения с аянской елью.
18	*Alnaster Maximowiczii* (Call.) Jarm. ex Czerep.	Южные Курильские острова, Япония	Преимущественно субальпийский пояс.
	A. kamtchaticus (Kom.) Jarm. ex Czerep.	Камчатка, северные Курильские острова	

Отмеченная особенность, очевидно, не случайна, а находится в тесной зависимости от истории развития растительности восточной Азии. Кроме того, имеются группы родственных видов, относящихся к одной секции, растянувшиеся на значительно бо́льшие расстояния. Сюда относятся ели из секции *Omorica*. Один вид этой секции — *Picea sitchensis* Tr. et Mey. находится на западном побережье Северной Америки к югу от п-ова Аляска. Близко родственный вид — *P. ajanensis* Fisch. — появляется на Камчатке, Охотском побережье, северном Сихотэ-Алине; три вида на Сахалине, на южном и среднем Сихотэ-Алине, в Северном Китае (Маньчжурии), Корее и в Японии. Затем через перерыв виды этой секции появляются в Гималаях и один вид ее — *P. omorica* Pančič — растет в горах Балканского полуострова.

В качестве другого примера можно взять березы подрода *Costatae*. Несколько видов этого подрода имеются в Аппалачах Северной Америки, затем после большого hiatus'а снова появляются на Камчатке, Сахалине, в Японии, на материке Азии до Байкала и на юг до южной Кореи и Китае (южной Маньчжурии) включительно. После этого снова через огромный hiatus появляются в южном Китае, Гималаях и на Кавказе. Таким обра-

зом, ареал этой группы почти полностью совпадает с ареалом елей секции *Omorica*.

Некоторые мхи (Лазаренко, 1939) имеют примерно такую же форму ареала, как группа видов елей секции *Omorica* в бассейне Тихого океана. Таковы *Bartramiopsis Lescurii* (James) Card., растущий в Японии, на Сахалине, южном Сихотэ-Алине (гора Хуалаза), на Камчатке и в Северной Америке на Аляске и Ситке; *Pogonatum contortum* (Menz.) Lindl. — в Японии, на Сахалине, в Приморье (на север до хр. Хехцыр) и Северной Америке по западному побережью от Аляски до Калифорнии; *Claopodium crispifolium* (Hook) Ren. et Card., распространенный на западном берегу Северной Америки (от Британской Колумбии до Калифорнии) и известный в восточной Азии из окрестностей г. Николаевска-на-Амуре и в Японии из провинции Шинано на горе Широума, на высоте около 2000 м.

Ареал такого же типа имеют мхи дальневосточных хвойных лесов, например, *Pleuroiopsis ruthenica* (Welnm.) Kindb. (северная Япония, Корея, Сахалин, Приморский край, Хабаровская область, Камчатка, Командорские острова, Курильские острова, Аляска, о-ва Ситка и Ванкувер). Весьма близкие к этим ареалы имеют мхи, селящиеся на гниющей древесине хвойных пород, — *Georgia geniculata* (Ging.) Kindb. и *G. trachypoda* Kindb.

Особый интерес представляют виды, ареалы которых обладают южными дизъюнкциями. Сюда относятся *Actinothuidium Hookeri* (Mitt.) Broth. с распространением: Дальний Восток (бассейн р. Тырмы), Китай (Юньнань, Ганьсу) и Гималаи (Сикким, Непал). Такой же тип ареала в восточной Азии, но известный также в Альпах, имеет *Plagiothecium neckeroideum* Bryol. eur., встречающийся на Дальнем Востоке, на Сахалине, в долине р. Бикин, в Японии, Юньнани, Сиккиме и на о. Ява.

Но, кроме того, имеются и другие, еще более веские доказательства против арктического происхождения ряда групп как покрытосеменных, так и голосеменных и других растений. Так, например, ископаемые остатки *Liriodendron* (привожу по Сьюорду, 1936) найдены в меловых отложениях Патагонии. Где же возник этот род: в северном или южном полушарии? По данным того же автора, платан (*Platanus*), произраставший в меловом периоде в Гренландии и бывший обычным растением в северном полушарии, в течение первой половины третичного периода был распространен в Патагонии. По Штудту (Studt, 1926), *Libocedrus* в меловое время произрастал в западной Гренландии и Западной Европе, в третичное — на Шпицбергене, в Западной Европе и в Патагонии; *Glyptostrobus* найден в меловых отложениях западной Гренландии, юго-восточной Америки, Англии, в третичное время — в Гренландии, на Земле Эллесмира, в Северной Америке и Западной Европе; *Torreya* найдена в меловых отложениях Гренландии и Северной Каролины (в последней она описана под названием *Tumion carolinianum* Berry); представители сем. *Podocarpaceae* в меловых отложениях найдены в Гренландии, на Шпицбергене, на юге Северной Америки и в Новой Зеландии. В настоящее время они произрастают в тропиках и субтропиках обоих полушарий, в южном полушарии доходят до Магелланова пролива, до южной оконечности Африки, имеются в Австралии и Новой Зеландии. Представители рода *Podocarpus* в меловое время были в юго-восточной части Северной Америки, в Западной Европе и в Новой Зеландии. *Cephalotaxus* и *Pinus* в меловом периоде жили в Гренландии и в юго-восточной части Северной Америки. *Cephalotaxus* в третичное время жил в Гренландии, западной Америке и Западной Европе. *Pinus* в юрский период жил в Западной Европе, в третичное

время был широко распространен в Голарктике. Представители рода *Sciadopitys* в период рэта и юры были в Западной Европе, в меловой период — в Гренландии, на Шпицбергене и в Скандинавии. В настоящее время один вид этого рода сохранился в южной Японии.

Приведенные данные древнего распространения ряда голосеменных, взятые у монографа этой группы Штудта (Studt, 1926), являющегося сторонником арктического происхождения хвойных, говорят против своего автора. Не редкий, но достойный внимания случай, когда серьезный ученый под влиянием предвзятой идеи не может разобраться в фактах, приводимых им же самим. Особенно показательны случаи биполярного распространения голосеменных в прошлые геологические эпохи. Эти последние не могли из северного полушария через тропическую зону перейти в южное. К перечисленным родам можно еще прибавить род *Araucaria*, встречающийся в третичных отложениях северного полушария, а теперь имеющийся лишь в тропиках и в субтропической зоне южного полушария.

В современной флоре мы имеем большое число групп покрытосеменных, распространенных в обоих полушариях и в тропической зоне. Сюда можно отнести сем. *Lythraceae,* главная масса родов которого распространена в тропической зоне, но некоторые растут во внетропических странах: Америке, Евразии, Австралии, южной Африке и в пампасах Южной Америки. У этого семейства имеются близко родственные связи с сем. *Onagraceae,* представленным в тропиках и отчасти в северной внетропической зоне (*Epilobium, Circaea, Chamaenerion*), но большая часть родов и видов которого находится в антарктической флористической области (Koehne, 1898). Но оба последние семейства близко родственны тропическому и отчасти австралийскому сем. *Myrtaceae.* К сем. *Onagraceae* весьма близко монотипное семейство *Hydrocaryaceae* (*Trapaceae*).

Тропическое и субтропическое сем. *Araliaceae* очень близко к *Hydrocotyloideae*, представляющему наиболее примитивную группу *Umbelliferae.* Но палеоботанические данные говорят за высокую (меловую) древность *Araliaceae.* Из этого следует, что близкие к ним *Umbelliferae,* очевидно, являются их дериватами.

В свете таких фактов представление об арктическом происхождении покрытосеменных рушится совершенно, а тем самым опровергается и гипотеза об арктическом происхождении третичной широколиственной листопадной флоры.

Анализ палеоботанических данных

К выводу о необоснованности взглядов на арктическое происхождение тургайской флоры можно прийти также и на основании сравнения списков ископаемых верхнемеловых флор различных областей: Буреинского Цагаяна (Константов, 1914; Криштофович, 1932; Пояркова, 1939), Сахалина (Криштофович, 1932, 1936а, 1936б), бассейна Колымы (Криштофович, 1938), Охотского побережья и западного побережья Камчатки (Криштофович, 1937), Анадыря и ряда других мест северо-восточной Азии (Кропоткин и Шаталов, 1936), хр. Пекульней и Рарыткина на Анадыре (Криштофович, 1932). Верхнемеловым флорам нашего Дальнего Востока соответствуют и, повидимому, являются одновременными флоры различных мест Аляски и Британской Колумбии (Hollick a. Martin, 1930; Hollick, 1936). При сравнении состава указанных флор[1] можно видеть огромное

[1] Список см. ниже.

сходство их, еще раз доказывающее правильность нашего отрицания той роли в формировании третичных умеренных флор, которую многие ученые приписывают Арктике. К такому же выводу можно прийти на основании сравнения палеогеновых флор, найденных в различных областях Голарктики. Лишь со второй половины третичного периода начинает обнаруживаться существенная разница между флорами арктических и умеренных областей за счет начинающейся деградации первых в большей степени, нежели вторых, вследствие ухудшения климата.

Широко распространенные взгляды на арктическое происхождение тургайской флоры поддерживаются большинством выдающихся знатоков ископаемых флор: Геером (Heer, 1869—1883 и др.), Сапорта и Марион (Saporta e. Marion, 1881—1885), Штудтом (Studt, 1926), Сьюордом (1936), за рубежом и А. Н. Криштофовичем в его многочисленных работах и многими другими видными учеными у нас. Сторонников иной точки зрения немного. Из зарубежных ученых можно назвать Ирмшера (Irmscher, 1922), Берри (Berry, 1934) и Дильса (Diels, 1916). Из русских и советских ученых можно назвать имена М. И. Голенкина (1927), Е. В. Вульфа (1944 и др.), А. Н. Краснова (1894, 1897—1898). Точки зрения названных авторов не совсем одинаковы, хотя и близки одна к другой. Е. Ирмшер, А. Н. Краснов, М. И. Голенкин и Е. Берри являются сторонниками тропического происхождения покрытосеменных; Дильс больше склоняется в пользу юго-восточноазиатского их происхождения, а Е. Вульф считает за центр происхождения покрытосеменных и тропики и юго-восточную Азию. Но для нас в данном случае их взгляды интересны в качестве противовеса арктической гипотезе. Так, Е. В. Вульф пишет (1944, стр. 533): «Мезофильная лесная флора как в части ее деревьев и кустарников, сбрасывающих листья на зимний период, так и в части сопровождающих ее травянистых растений возникла также из состава гигрофитной тропической растительности». Далее названный автор указывает на наличие периода покоя у ряда деревьев влажных тропических лесов, сбрасывающих полностью или частично свою листву. В тропических областях с периодической сменой засушливого и влажного периодов года эта особенность проявилась в периодическом сбрасывании листьев на бедное осадками время года. Эта особенность дала возможность данной группе распространиться в верхние пояса гор и за пределы тропических областей. Зимний период покоя сменил такой же период, вызываемый в жаркой зоне отсутствием осадков. В этой биологической особенности Е. В. Вульф видит необходимую предпосылку для понимания процесса эволюции растительности тропиков в лесную растительность влажных областей умеренного пояса. Одним из основных центров возникновения листопадной флоры, по его мнению, является восточная Азия. Именно здесь тропическая зона на огромном, как нигде на земном шаре, пространстве постепенно переходит в умеренную, а тропический климат также постепенно сменяется умеренным. И эта климатическая смена не является чем-то новым, недавно возникшим, а, наоборот, существует, не прерываясь, с самого момента возникновения покрытосеменных растений. Листопадные виды тропических широт, продвигаясь на север, образовали леса умеренного пояса. Кроме того, ряд представителей вечнозеленых видов при продвижении на север постепенно трансформировался в листопадные. В восточной Азии, как мы указывали, и сейчас можно наблюдать подобные переходы. *Celastrus lancifolia* Rupr. (Loesener, 1900) в южной части своего ареала является вечнозеленым, но по мере продвижения к северу постепенно превращается в листопадную форму. Род *Euonymus*, представлен-

ный у нас исключительно листопадными формами, в Японии на о. Хонсю имеет вечнозеленые виды, в том числе *E. japonica,* разводимый у нас на юге Средней Азии и в Закавказье. Развитие названных родов, очевидно, шло по тому же пути, как и развитие рода *Quercus* (см. выше). Конечно, доказываемое нами положение о южном происхождении ряда ведущих родов тургайской и современной флор не противоречит тому, что некоторые ветви этих родов в результате дивергенции ряда анцестральных форм могли возникнуть и в более высоких широтах, но это обстоятельство не может служить основанием для гипотезы об арктическом происхождении третичных листопадных лесов как комплекса.

Таким образом, на этих примерах мы можем видеть листопадный лес наших умеренных широт в стадии его возникновения из недр тропической флоры. В Японии, к югу от Центральных Японских Альп среди дубов преобладают вечнозеленые формы (*Quercus gilva* Blume, *Q. glauca* Bosc, *Q. phillyreoides* A. Gray и др.), а к северу от них распространены исключительно листопадные. Вечнозеленые виды рода *Magnolia* юга Японии сменяются на о. Хоккайдо листопадными видами. На юге Курильских островов имеется лишь один вид рода *Magnolia* — *M. obovata* Thunb. с опадающей листвой. Единственный представитель сем. *Magnoliaceae* во флоре материковой части Дальнего Востока — *Schizandra chinensis* Baill. — является листопадной лианой. Это один из немногих листопадных дериватов тропического семейства с вечнозелеными листьями. Взгляды, близкие к взглядам Е. В. Вульфа, в иной форме в конце прошлого столетия были высказаны нашим талантливым ботаником А. Н. Красновым, много путешествовавшим по странам восточной и юго-восточной Азии. Так, в одной из своих статей (1894) он пишет, что в верхнем поясе горных склонов Явы невольно видишь элементы тундры, увеличенные до деревьев, или правильнее — наоборот: элементы тропического леса, собранные в формации тундры, но еще не успевшие уменьшиться и выродиться в настоящие тундровые формы. Эта близость флоры горных вершин Явы (Краснов здесь имеет в виду представителей сем. *Ericaceae* и *Vacciniaceae*) к столь противоположным по свойствам тундрам севера представляет громадный интерес, так как она показывает, что флора тундры может быть непосредственным производным флоры тропического леса. В этом же духе высказывается и А. Н. Криштофович. Резюмируя свои впечатления, вынесенные им от посещения горных вершин тропиков, А. Н. Краснов пишет, что растительность холодного пояса нашей планеты образовалась путем отбора из элементов тропической растительности видов, могущих расти при условии низкой температуры. Действуя веками на этих избранников, она (температура) содействовала их вырождению в арктических пигмеев. Сходные мысли высказывались упомянутым автором и в других его работах (1897—1898 и 1899), где он в качестве примера «вырождения» при продвижении на север представителей арктической флоры приводил сем. *Ericaceae, Vacciniaceae* и бамбуки. Последние, достигая колоссальных размеров на Тайване и на юге Японии, становятся карликами на о. Хоккайдо, Курильских островах и Сахалине.

Наиболее общим путем формирования листопадной флоры из вечнозеленой, повидимому, является продвижение последней вверх по склонам гор тропической области, вследствие чего тропические виды жарких поясов оказывались в более суровой климатической обстановке с сезонными сменами погоды. В этих условиях они трансформировались в листопадные формы. Другим путем формирования листопадной флоры была ксерофи-

лизация ее благодаря аридизации климата с сильными колебаниями количества осадков по сезонам. И, наконец, третий путь — это постепенная трансформация вечнозеленых деревьев и кустарников при продвижении их к северу. Все эти три различных течения, сливаясь в общий поток, в конце концов дали исходный материал для формирования листопадных лесов умеренных широт. В дальнейшем на основе этого материала путем дивергенции сформировалась тургайская широколиственная флора, включавшая в свой состав, кроме древесных, многочисленные травянистые виды.

На протяжении многих миллионов лет на обширных пространствах материков северного полушария, большей частью соединенных между собой, происходило спокойное, как полагает А. Н. Криштофович, развитие флоры. Это спокойное развитие, не нарушаемое крупными геологическими катаклизмами, способствовало широкому распространению ряда семейств и родов с юга на север и с востока на запад. Вследствие этого переходы от одной флористической провинции к другой и с юга на север были весьма постепенны, почти незаметны. Этим-то и объясняется, как увидим ниже, наличие не только общих родов, но и видов в списках ископаемых флор областей, иногда весьма удаленных одна от другой.

Основанием и первоначальным толчком для построения гипотезы об арктическом происхождении широколиственных листопадных лесов, как указывалось выше, явилось нахождение в средине прошлого столетия в третичных и меловых отложениях Гренландии, Шпицбергена, Новосибирских островов и других местах современной Арктики многочисленных остатков покрытосеменных растений. Так как ископаемые флоры того же возраста из умеренных широт тогда были изучены еще очень слабо, а известные ископаемые третичные флоры этих широт в некоторой степени напоминали ископаемые флоры Арктики, то вполне естественно могла зародиться мысль об арктическом происхождении якобы более поздних флор умеренных широт. Но за протекшие с тех пор годы количество ископаемых флор различного возраста и из различных мест сильно возросло и вопрос о происхождении флоры умеренного пояса под влиянием новых фактов начинает приобретать иное освещение. Меловые флоры с обилием покрытосеменных с тех пор найдены в средних широтах Азии (Сибирь, советский Дальний Восток, Китай, в том числе Маньчжурия, Япония), Западной Европе, Северной Америке. Это обстоятельство, т. е. наличие меловых флор с покрытосеменными в умеренных широтах Голарктики, выбило единственный козырь из рук сторонников арктической гипотезы, и вопрос о происхождении покрытосеменных снова должен быть поставлен на разрешение в свете современных данных.

Выше мы привели ряд примеров южного, отчасти из тропических, отчасти из умеренных широт, происхождения ряда систематических групп, представленных как в ископаемой, так и в современной флоре умеренного пояса северного полушария. Сейчас мы перейдем к краткому обзору ископаемых меловых и третичных флор, чтобы и на этом материале доказать необоснованность гипотезы об арктическом происхождении тургайского комплекса. В ряде мест по Амуру в отложениях Буреинского Цагаяна, относимых в настоящее время к верхнему мелу (датский ярус) в различное время рядом исследователей (Heer, 1878, по сборам Ф. Б. Шмидта; Константов, 1914; Криштофович, 1932, 1939; Пояркова, 1939б) собрана и определена флора следующего состава: *Taxodium distichum miocenum* Heer, *T. dubium* Heer, *T. distichum angustifolium* Heer, *Cunninghamites elegans* Corda, *Sequoia Langsdorffii* (Brongn.) Heer, *Libocedrus* cf. *salicornoides*

Endl., *Ginkgo adianthoides* Brongn., *Clyptostrobus europaeus* Heer, *Cephalotaxopsis intermedia* Holl., *Araucaria bladenensis* Berry, *Trochodendroides arctica* (Heer) Berry, *Populus cuneata* Newberry, *P. Zaddachii* Heer, *P. burejensis* A. Pojark., *P. amblyrhyncha* Ward., *Alnus Kefersteinii* (Goepp.) Ung., *Acer arcticum* Heer, *A.* sp., *Betula* sp., *Platanus* cf. *affinis* Lesq., *Viburnum Lesquereuxii* Ward. var. *longifolium* Ward., *V. multinerve* Heer, *V. Nordenskjöldii* Heer, *V. Schmidtianum* Heer, *Viburnum* sp., *Nordenskjöldia borealis* Heer, *Ficus amurensis* Konstant., *F. planicostata* Kunth. et Bouché, *F. burejensis* Pojark., *F.* sp., *Quercus tsagajanica* Pojark., *Laurus Schmidtiana* Heer, *Ziziphus hyperboreus* Heer, *Grewia obovata* Heer, *Pterospermites, Nelumbo, Asplenim dicksonianum* Heer, *Tumion (Torreja) burejense* A. Pojark., *Aralia* cf., *Saportana* Lesq., *Nyssa rostrata* A. Pojark., *Phyllites* sp., *Vitis* cf., *arctica* Heer, *Dryopteris cladophleboides* Lesq., *Drepanolepis amurensis* Krysht. и *Corylus tsagajanica* A. Pojark.

В настоящем сводном списке верхнемеловых флор Буреинского Цагаяна имеется много покрытосеменных, несущих уже черты третичной флоры. Эту флору А. И. Пояркова считает синхронной верхнемеловым флорам Арктики (Гренландия, Шпицберген, Аляска, Анадырь, Новосибирские острова, Черемый-кая на Лене), а также флорам Северной Америки [Лэнс- Лярами, Вилькокс, Паскапу (в Канаде), кенайская на Аляске и др.]. Весьма близкой к флоре Буреинского Цагаяна является верхнемеловая флора Сахалина. Так, в составе ее находим такие роды, как *Trochodendroides, Platanus, Rhus* с незначительной примесью вечнозеленых — *Hedera, Cinnamomea, Ficus* и нескольких видов *Sequoia.* Во флоре Буреинского Цагаяна отсутствуют лишь *Hedera* и *Cinnamomum.*

Из верхнемеловых отложений бассейна р. Тетюхе А. Н. Криштофовичем (1939) была описана флора следующего состава: *Cladophlebis septentrionalis* Hollick, *Aneimia* cf. *elongata* Newb. (Hollick, cf. *Phanerophlebites Pealei* Knowlt.) aut *Saccoloma Gardneri* (Lesq.) Knowlt., *Tumion gracillimum* Hollick, *Viburnum tiutihoense* Krysht. и некоторые другие.

Сравнивая эту флору с буреинской, мы видим в их составе лишь два общих рода и ни одного общего вида. Правда, тетюхинская флора имеет бедный состав и многие остатки в ней плохо определимы.

В ороченском ярусе Сахалина (верхний мел) найдены остатки следующих растений: *Asplenium dicksonianum* Heer, *Sequoia Smittiana* Heer, *Trochodendroides arctica* (Heer) Berry, *Credneria (Platanus)* sp., *Hedera Macclurii* Heer, *Cladophlebis frigida* (Heer) Krysht., *Magnolia regalis* Heer, *M. Capellinii* Heer, *Sophora Schmidtiana* Heer, *Nilssonia serotina* Heer (Криштофович, 1932). В более молодом по сравнению с предыдущим гиляцком ярусе Сахалина (верхний мел) найдена также весьма богатая флора: *Asplenium dicksonianum* Heer, *Aspidium Oerstedtii* Heer, несколько видов *Gleichenia, Cycas Steenstrupii* Heer, *Nilssonia serotina* Heer, *Ginkgo* sp., *G. laramiensis* Ward., *Sequoia Reichenbachii* Heer, *S. fastigiata* (Sternb.) Heer, *S. subulata* Heer, *Thuja cretacea* (Heer) Newb., *Trochodendroides arcticus* (Heer) Berry, *Populus hyperborea* Heer, *Magnolia* sp., *Liriophyllum sachalinense* Krysht., два вида *Credneria (Platanus), Bauhinia cretacea* Newb., *Celastrophyllum Yokoyamai* Krysht., *Aralia Polevoji* Krysht., *A. Tikhonovichii* Krysht., *Macclintockia sachalinensis* Krysht., *Protophyllum* sp., *Viburnum Lesquereuxii* Ward. и др. Обе сахалинские флоры близки друг к другу, несмотря на различный возраст. Здесь чувствуется несомненная преемственность. В самых верхних слоях мела найдены остатки *Taxodium distichum miocenum, Castanea* sp.

Из сравнения приведенных списков обнаруживается близкое родство верхнемеловых флор Буреи и Сахалина. Но при этом нельзя не отметить и некоторых существенных различий, которые мы решаемся отнести за счет более континентального климата Буреи и более морского и мягкого климата Сахалина. Так, в составе верхнемеловых флор Сахалина, кроме прочего, имеются представители вечнозеленых: *Hedera, Cinnamomum, Cycas, Nilssonia serotina,* отсутствующие в буреинской флоре. Сравнивая буреинскую и сахалинскую флоры с названными выше или даже более молодыми синхронными флорами Арктики, видим, что в значительной части они сходны с последними по родовому, а частично и по видовому составу (см. ниже). Это доказывает наличие значительно более древних связей между ними и во всяком случае свидетельствует против арктических (с севера на юг) миграций в последующие геологические эпохи. В самом деле, если одновременно представители ряда родов были и в Арктике и в более южных широтах, одинаково законными являются оба предположения как об арктическом, так и о южном происхождении их.

По материалам из бассейна Колымы А. Н. Криштофовичем (1938) определена верхнемеловая флора, в составе которой находим секвойю (*Sequoia obovata* Knowlton), тополь, платан, плющ (*Hedera*), аралию, *Juglans* (?), *Quercus*, *Zizyphus* (?) и *Cissus* (?). Два последние рода и плющ являются указателями теплого (субтропического ?) климата.

На Охотском побережье в районе Тауйской губы (р. Хасын, приток р. Армани) по сборам К. А. Шахварстовой А. Н. Криштофовичем (1937) определены следующие растительные остатки из верхнемеловых отложений: *Cladophlebis frigida* (Heer) Krysht., *Sphenopteris psilotoides* Stokes et Webb., *Sequoia concinna* Heer, *Glyptostrobus groenlandicus* Heer, *Platanus* sp., *Acer* sp.

К западу от Охотска Г. И. Стальновым также в верхнемеловых отложениях найдены растительные остатки, определенные А. Н. Криштофовичем (1937) как *Cladophlebis* cf. *frigida* (Heer) Krysht., *Tumion (Torreya) gracillimum* Hollick, *Sequoia ambigua* Heer, *Cephalotaxopsis intermedia* Hollick, *C. microphylla laxa* Fontaine, *Nageiopsis* sp., *Phyllites* sp.

На западном побережье Камчатки в районе Пенжинской губы Б. В. Хватовым в верхнемеловых отложениях собрана следующая флора, описанная А. Н. Криштофовичем (1937): *Sphenopteris* cf. *psilotoides*, *Sequoia* sp., *S.* cf. *Reichenbachii* Heer, *Tumion suspectum* Hollick, *Platanus Newberriana* Knowlt., *Credneria spatiosa* Hollick, *Cr. inordinata* Hollick и *Pseudoprotophyllum* sp.

Указанные верхнемеловые флоры с Колымы, с р. Хасын, из района Охотска и Пенжинской губы весьма близки к сахалинским и буреинским меловым флорам, отличаясь от них более бедным набором теплолюбивых форм (в них отсутствуют *Gleichenia, Cinnamomum, Ficus, Ginkgo, Magnolia, Liriophyllum, Macclintockia* и некоторые другие). Это обстоятельство указывает на наличие еще в меловое время широтной зональности и вместе с тем на широкое распространение с юга на север ряда не только родов, но и видов.[1]

Верхнемеловые флоры Анадыря обнаружены в нескольких местах. В разрезе по р. Таля-веем (Кропоткин и Шаталов, 1936) обнажаются сено-

[1] При этом нельзя не указать на интересные факты, приведенные Л. С. Бергом на страницах «Землеведения» (1948, стр. 81—91) о наличии широтной зональности в древнейшие геологические эпохи.

манские отложения — песчаники и сланцы, содержащие богатую флору: *Coniopteris* sp., *Asplenium Dicksonianum* Heer, *Dicksonia conferta* Heer, *Cladophlebis* sp., *Sphenopteris* sp., *Filicineae* gen. sp., *Tumion suspectum* Hollick, *Cephalotaxopsis heterophylla, Sequoia fastigiata* (Sternb.) Heer, *Dicotyledoneae* gen. sp., *Populus acerifolia* Lodd., *Corylus* sp., *Quercus* sp. В этой флоре мы имеем почти все роды и некоторые виды, общие с буреинскими и сахалинскими верхнемеловыми флорами.

В континентальных отложениях датского (верхний мел) яруса в хр. Рарыткине П. И. Полевым (1915) собраны растительные остатки, определенные А. Н. Криштофовичем и отнесенные им сначала к нижнему эоцену: *Cephalotaxopsis heterophylla* Hollick, *Sequoia heterophylla* Velenovsky, *Gredneria intermedia* Hollick, *Sequoia rigida* Heer, *Hedera Macclurii* Heer, *Credneria grewiopsoides* Hollick, *Platanus Raynoldsii* Newb., *Platanus* cf. *Heeri* Lesq., *Grewia* cf. *alaskana* Holl., *Rulae quercifolium* Hollick (?), *Spagnanium* cf. *stygium* Hollick, *Gredneria inordinata* Hollick, *Vitis venusta* Hollick, *Cephalotaxopsis intermedia* Hollick, *Tumion gracillimum* Hollick, *Trapa micropylla* Lesq. [*Lesquereuxia microphylla* (Lesq.) Krysht.], *Celastronites anadyrensis* P. Kropotk. et E. Shatal., *Zizyphus rarytkinensis* Krysht., *Viburnum anadyrensis* P. Kropotk. et Shatal., *V. bergianum* P. Kropotk. et E. Shatal.

Приведенная флора обнаруживает большую близость с флорой Лярами Северной Америки (см. ниже) и с синхронными ей флорами Буреи и Сахалина.

В хр. Пекульнее, в отложениях датского яруса, по сборам Полевого А. Н. Криштофовичем определены: *Rhamnus* cf. *pealei* Knowlton, *Cephalotaxopsis magnifolia* Fontaine, *Asplenium Dicksonianum* Heer, *Sequoia fastigiata* (Sternb.) Heer, *Cephalotaxopsis heterophylla* Hollick, *Asplenium nauckhaffianum* Heer, *Dicksonia conferta* Heer, *Tumion suspectum* Hollick, *Dicotyledoneae* (2—3 вида), *Coniopteris* sp., *Menispermites* sp., *Sphaenopteris* sp., *Protophyllum* sp., *Dombeyopsis* sp., *Magnolia* sp., *Platanus* sp.

Верхнемеловым флорам нашего Дальнего Востока соответствуют и, повидимому, являются синхронными флоры различных мест Аляски (Лярами) и Британской Колумбии, относимые ранее к олигоцену и даже миоцену. А. Н. Криштофович (1939) вместе с Рэсселем (Russel, 1930) не признает третичным возраст этих свит.

В данных отложениях на Аляске найдены остатки следующих растений: *Sequoia Langsdorffii* (Brongn.) Heer, *Glyptostrobus europaeus* Heer, *Corylus Macquarrii* (Forbes) Heer var *microphylla* Heer.

В аналогичных отложениях Британской Колумбии найдены: *Sequoia Langsdorffii* (Brongn.) Heer, *Taxodium distichum miocenum* Heer, *Glyptostrobus europaeus* Heer, *Taxites Olrikii* Heer, *Trochodendroides arcticus* (Heer) Berry, *Populus Richardsonii* (Heer) Kryshi., *Salix Raeana* Heer, *Corylus Macquarrii* (Forbes) Heer, *Carpinus grandis* Ung. (?), *Trapa borealis* Heer.

В отложениях верхнего мела Аляски найдены следующие роды: *Asplenium, Pteris, Anemia, Nilssonia, Podozamites, Ginkgo, Protophyllocladus, Cephalotaxopsis, Sequoia, Glyptostrobus, Populus, Juglans, Quercus, Ulmus, Ficus, Magnolia, Platanus, Sorbus, Celastrus, Acer, Aralia, Trapa borealis* и др. (Hollick a. Martin, 1930).

Интересная палеоценовая флора описана Т. Н. Байковской (1950) из окрестностей сел. Райчихи на Зее-Буреинской равнине. Эта флора заклю-

чена в слоях, залегающих над верхнемеловыми (цагаянскими) отложениями на расстоянии 7—8 м над горизонтом с верхнемеловой флорой. Глинисто-песчаная толща с палеоценовой флорой представляет собой одно целое с подстилающей ее цагаянской свитой датского возраста. Поэтому палеоценовый возраст рассматриваемой флоры Т. Н. Байковская считает несомненным. В этой флоре удалось установить 36 видов ископаемых растений.

Acrostichum sp., *Salvinia* sp., *Potamogeton* sp., *Arundo pseudogoeppertii* Berry, *Cyperites* cf. *tricarinatus* Velen., *Salix angusta* (Al. Br.) Heer, *S. media* (Al. Br.) Heer, *Myrica* sp. cf. *rigida* Lesq., *Myrica* sp., *Populus balsamoides* Goepp., *Juglans* sp., *Ficus ratonensis* Knowlt., *Ficus* sp., *Nelumbo protoluteum* Berry, *Ceratophyllum insertum* Berry, *Magnolia gigantea* Baik., *Lindera Venusta* Lesq., *Litsea (Malapoenna) gracilis* Baik., *Malapoenna (Tetranthera) praecursoria* (Lesq.) Knowlt., *Cercidiphyllum ellipticum* (Newb.) Brown, *Platanus* cf. *aceroides* Goepp., *Gymnocladus mandschurica* Baik., *Robinia amurensis* Baik., *Sophora elongata* Baik., *Ailanthus Confucii* Ung., *Cotinus ellipticus* Baik., *Heterocalyx Saportana* Berry, *Acer* sp., *Paliurus* sp., *Zizyphus matutina* Krysht., *Rhamnus* cf. *rectinervis* Heer, *Hovenia Thunbergii* (Nath.) Baik., *Actinidia Nathorsti* Baik., *Cornus* sp., *Vaccinium praeatococcum* Baik., *Diospyros ficoidea* Lesq.

В составе этой флоры мы видим большое число родов, характерных для тургайского комплекса. Поражает полное отсутствие голосеменных (может быть, узко локальная особенность?). Подчеркиваются слабые связи с предшествующей верхнемеловой флорой и тесные связи с последующими эоценовыми флорами Дальнего Востока.

В обнажениях у р. Анадыря между горой Омочи и мысом Телеграфным П. И. Полевой (1915) нашел ископаемую флору, определенную А. Н. Криштофовичем (1932) и отнесенную последним к нижнему эоцену. Подобные остатки найдены также в нижней угленосной толще, развитой по р. Анадырю, в хр. Тингеней и Пекульней и состоящей из песчаников и глинистых сланцев с подчиненными им углистыми сланцами и пластами углей. Растительные остатки были определены как *Woodwardites arcticus* Heer, *Equisetum* sp., *Taxodium distichum miocenum* Heer, *Sequoia Langsdorffii* (Brongn.) Heer, *Glyptostrobus Ungeri* Heer, *Caulinites* sp., *Populus Richardsonii* Heer, *Alnus Kefersteinii* (Goepp.) Ung., *Acer arcticum* Heer, *Pterospermites spectabilis* Heer, *Vitis Olrickii* Heer, *Nyssa arctica* Heer.

Синхронными или очень близкими анадырской являются флоры Черемый-кая на Лене (Heer, 1874). Для них приводятся: *Asplenium Czekanowskianum* Heer, *Ginkgo reniformis* Heer, *Taxodium distichum miocenum* Heer, *T. tinajorum* Heer, *T. gracile* Heer, *Sequoia sibirica* Heer, *Trochodendroides arcticus* (Heer) Berry, *Paliurus colombii* Heer, *Phyllites* sp.

Между Яной и Индигиркой около оз. Тас-Тах собрана небольшая флора, относящаяся, повидимому, к раннему эоцену: *Populus Richardsonii* Heer, *Liquidambar, Sequoia Langsdorffii* (Brongn.) Heer (Криштофович, 1937).

Вследствие большого сходства данной флоры с флорой р. Макензи, а также с флорой форта Юнион А. Н. Криштофович, согласно с американскими геологами, относит ее к нижнему эоцену. Как по своему систематическому составу, так и по общему морфологическому облику она еще имеет тесную связь с описанными выше меловыми (цагаянскими) флора-

ми Амура и Буреи. Следовательно, они не только не старше, а, может быть, даже моложе цагаянского комплекса.

В отложениях форта Юнион найдены: *Equisetum globulosum* Lesq., *Sequoia Langsdorffii* (Brongn.) Heer, *Taxodium distichum miocenum* Heer, *Glyptostrobus europaeus* Heer, *Ginkgo adiantoides* Brongn., *Phragmites alascana* Heer, *Populus glandulifera* Heer, *P. balsamoides* Goepp., *P. leucophylla* Unger, *P. Richardsonii* Heer, *Corylus Macquarrii* (Forbes) Heer, *Betula prisca* Etting., *Platanus nobilis* Newb., *Juglans nigella* Heer, *Viburnum Nordenskjöldii* Heer (?), *Paliurus Colombii* Heer.

В отложениях свиты Грин Ривер найдены подобные же флоры с *Sequoia Langsdorffii* (Brongn.) Heer, *Populus Richardsonii* Heer, *Fagus Feroniae* Ung., *Carpinus grandis* Ung., *Alnus Kefersteinii* (Goepp.) Ung., *Juglans Woodiana* Heer, *Planera Ungeri* Kovatz., *Vaccinium reticulatum* Sm., *Paliurus colombi* Heer.

Такую же картину видим и во флоре, найденной в отложениях свиты Mackenzie River: *Pteris sitkensis* Heer, *Sequoia Langsdorffii* (Brongn.) Heer, *Taxodium distichum miocenum* Heer, *Glyptostrobus europaeus* Heer, *Taxites Olrikii* Heer, *Trochodendroides arcticus* (Heer) Berry, *Populus Richardsonii* Heer, *Salix Raeana* Heer, *Corylus Macquarrii* (Forbes) Heer, *Juglans acuminata* A. Br., *Viburnum Nordenskjöldii* Heer, *Magnolia Nordenskjöldii* Heer.

Весьма близкая флора найдена в отложениях Алюм Бэй и других: *Sequoia Langsdorffii* (Brongn.) Heer, *Taxodium distichum miocenum* Heer, *Taxodium tinayorum* Heer, *Glyptostrobus europaeus* Heer, *Taxites Olrikii* Heer, *Ginkgo adianthoides* (Ung.) Heer, *Corylus Macquarrii* (Forbes) Heer, *Planera Ungeri* Etting., *Ulmus plurinervia* Ung.

В то же время в Гренландии и на Шпицбергене развивалась подобная же флора с преобладанием широколиственных деревьев, свойственных если не субтропическому, то во всяком случае тепло-умеренному климату.

Флора Гренландии была представлена следующими видами: *Pteris sitkensis* Heer, *Sequoia Langsdorffii* (Brongn.) Heer, *Taxodium distichum miocenum* Heer, *Taxodium tinajorum* Heer, *Glyptostrobus europaeus* Heer, *Taxites Olrikii* Heer, *Ginkgo adianthoides* (Ung.) Heer, *Populus Zaddachii* Heer, *P. Richardsonii* Heer, *Salix varians* Goepp., *S. Lavateri* Heer, *Fagus Antipovii* Heer, *F. macrophylla* Heer, *Castanea Ungeri* Heer, *Quercus pseudocastanea* Goepp., *Corylus Macquarrii* (Forbes) Heer, *Carpinus grandis* Unger, *Alnus Kefersteinii* (Goepp.) Ung., *Juglans acuminata* A. Br., *Juglans nigella* Heer, *Planera Ungeri* Ettingsh., *Ulmus plurinervia* Ung., *Viburnum Nordenskjöldii* Heer, *Nyssa arctica* Heer, *Cornus orbifera* Heer, *Liquidambar europaeum* A. Br., *Paliurus Colombii* Heer, *Magnolia Nordenskjöldii* Heer.

В эоценовых отложениях Шпицбергена имеем *Sequoia Langsdorffii* (Brongn.) Heer, *Taxodium distichum miocenum* Heer, *Taxodium tinajorum* Heer, *Taxites Olrikii* Heer, *Populus balsamoides* Goepp., *P. Richardsonii* Heer, *Salix varians* Goepp., *S. macrophylla* Heer, *S. Raeana* Heer, *Corylus Macquarrii* (Forbes) Heer, *Carpinus grandis* Unger, *Alnus Kefersteinii* (Goepp.) Ung., *Betula prisca* Ettingsh., *Andromeda Grayana* Heer, *Viburnum Nordenskjöldii* Heer, *Nyssa arctica* Heer, *Cornus orbifera* Heer, *Paliurus Colombii* Heer, *Magnolia Nordenskjöldii* Heer.

«Гренландская» третичная флора в пределах СССР была найдена Е. С. Федоровым на Северном Урале (61° с. ш.) по р. Лозьве и определе-

на А. Н. Криштофовичем (1928б, 1933а). Здесь оказались следующие виды: *Sequoia Reichenbachii* (Geinitz.) Heer, *S. Langsdorffii* (Brongn.) Heer, *S. Sternbergii* (Goepp.) Heer, *Potamogeton uralense* Krysht., *Ficus uralica* Krysht., *Macclintockia trinervia* Heer, *M. Lyellii* Heer, *Magnolia Inglefieldii* Heer, *Iles longifolia* Heer, *Acrostichum* sp., *Pecopteris* cf. *Torellii* Heer, *Populus Richardsonii* Heer, *Corylus Macquarrii* (Forbes) Heer, *Phyllites.*

Эту флору А. Н. Криштофович считает идентичной с гренландской. Сначала он отнес ее (1928б) к среднему и верхнему олигоцену, а потом (1932) к верхнему мелу. Подобная флора была современницей так называемой полтавской флоры юга европейской части СССР и охватывала, кроме Гренландии и Северного Урала, прилегающие части русско-скандинавской суши.

Целый ряд общих с предыдущими родов и видов имеет нижнетретичная (или верхнемеловая) флора Новосибирских островов («Деревянные горы» на о. Новая Сибирь), собранная в 1885 и 1886 г. Е. Толлем и определенная И. Шмальгаузеном (Schmalhausen, 1890), содержащая следующие виды: *Aspidium Meyeri* Heer, *Sequoia Langsdorffii* (Brongn.) Heer, *Taxodium distichum miocenum* Heer, *Glyptostrobus cf. Ungeri* Heer, *Taxites tenuifolius* Schmalh., *Nyssidium* sp., *N. spicatum* Schmalh., *N. geminatum* Schmalh., *Diospyros* sp., *Dammara Tollii* Schmalh., *Pinus* sp., *Populus Richardsonii* Heer, *Pinus (Larix) arctica* Schmalh., *Cupressinoxylon (Glyptostrobus) neosibiricum* Schmalh.

Довольно богатая олигоценовая флора была найдена в бассейне р. Сидеми (Хасанский район, возле китайской границы) А. И. Козловым и В. П. Михновичем и определена А. Н. Криштофовичем (1939): *Sequoia Langsdorffii* (Brongn.) Heer, *Glyptostrobus europaeus* Heer, *Taxites ussuriensis* Krysht., *Picea* sp. (или *Pinus* sp.), *Typha latissima* A. Br., *Phragmites oeningensis* A. Br., *Populus glandulifera* Heer, *P.* cf. *balsamoides* Goepp., *Betula Brongnartii* Etting., *Alnus* sp., *Carpinus grandis* Unger, *Fagus Antipovii* Heer, *Zelkova Ungeri* Kov., *Acer* sp., *Pilea* sp., *Alangium* sp., *Trapa Kozlovii* Krysht., *T. pseudopomelii* V. Vassil.

Сопоставляя все приведенные арктические флоры с верхнемеловыми флорами Буреинского Цагаяна и Сахалина, мы видим, что они или синхронны или даже моложе, что вполне согласуется с нашей точкой зрения.

В палеогеновых отложениях Кумаринского Цагаяна на Амуре экспедицией Нефтяного института была собрана флора, определенная А. И. Поярковой (1936). Сравнивая ее с верхнемеловой флорой Буреинского Цагаяна, мы видим, что большинство родов являются у них общими: *Populus* (*tsagajanica* Pojark.), *Salix* (cf. *longa* A. Br.), *Betula* (cf. *Iddingsii* Knowt.), *Ulmus* (cf. *speciosa* Newb.), *Zelkova* [Ungeri (Kov.)] *Etting.*, *Acer* (*amurensis* Pojark.). Синхронной последней А. И. Пояркова считает палеогеновую флору,[1] найденную геологом Е. М. Смеховым в 1935 г. в окрестностях с. Мало-Михайловского в нижнем течении Амура, следующего состава: *Onoclea sensibilis* L. fossilis *Sequoia Langsdorffii* (Brongn.) Heer, *Cephalotaxopsis intermedia* Hollick. Подобное сходство флор различного возраста говорит за преемственную связь между ними, не нарушаемую посторонними вторжениями. Миграции, если они и имели место, не отразились на существенных чертах флоры и имели меньшее значение, нежели развитие последней путем трансформации местных форм и выпа-

[1] А. Н. Криштофович считает ее верхнемеловой.

дения ряда видов вследствие постепенно меняющихся физико-географических условий.

Нижнеолигоценовая или верхнеэоценовая (нижнедуйская) флора Сахалина, по А. Н. Криштофовичу (1932, 1936а, 1936б), содержит: *Osmunda sachalinensis* Krysht., *Lastraea* sp., *Zingiberites sachalinensis* Krysht., *Sequoia Langsdorffii* (Brongn.) Heer, *S. brevifolia* Lesq., *Taxodium distichum* Heer, *Glyptostrobus europaeus* Heer, *Pterospermites* sp., тополь, ольху, березу, каштан, фикус, *Myrica* cf. *vindobonensis* Etting., орешник *(Corylus)*, орех *(Juglans)*, магнолию *(Magnolia Nordenskjöldii* Heer), софору, виноград *(Vitis sachalinensis* Krysht.). Состав флоры, судя по современному распространению ряда родов (*Taxodium, Glyptostrobus, Zingiberites, Ficus, Castanea*), указывает на наличие тепло-умеренного климата палеогена Сахалина. Но если будем сравнивать эту флору с меловой, то придется констатировать отсутствие таких вечнозеленых форм, как *Nilssonia, Cycas, Hedera* и *Cinnamomum,* что указывает на некоторое ухудшение климатических условий. Сравнивая ее с палеогеновой флорой Кумаринского Цагаяна, увидим, что она носит более теплолюбивый характер. В ней имеются такие роды, как *Zingiberites, Magnolia, Ficus,* отсутствующие на Амуре. Так как широты этих пунктов примерно одинаковы, то разницу в составе придется, очевидно, приписать более мягкому морскому климату Сахалина. Подобное соотношение было уже в верхнем мелу, что отмечалось нами выше.

Наиболее полно олигоценовая флора о. Сахалина изучена из так называемой верхнедуйской угленосной свиты. Впервые она была описана О. Геером (1878) из Дуя, Мгачи и Серпуная. Список ее, проверенный А. Н. Криштофовичем (1932), следующий: *Sphenopterites appendiculata* Heer, *Ulmus plurinervia* Ung., *Pteris omissa* Heer, *Ulmus Braunii* Heer, *Osmunda Torelli* Heer, *Thuites Ehrenswardii* Heer?, *Taxodium distichum miocenum* Heer, *Sequoia Langsdorffii* (Brongn.) Heer, *Phragmites* sp., *Poacites* sp., *Populus latior* A. Br., *P. Zaddachii* Heer. *P. glandulifera* Heer, *P. Gaudinii* Heer, *Salix varians* Goepp., *S. Lavateri* Heer, *Myrica lignitum* Ung., *M. solida* Heer, *M. Brylkiniana* Heer, *M. tenuifolia* Heer, *Alnus Kefersteinii* (Goepp.) Ung., *Betula prisca* Etting., *B. elliptica* Sap., *B. Brongnartii* Etting., *B. sachalinensis* Heer, *Corylus Macquarrii* (Forbes) Heer, *Carpinus grandis* Unger, *Fagus Antipovii* Heer, *Castanea Ungeri* Heer, *Quercus aizoon* Heer, *Q. drymeja* Ung., *Q. Olafsenii* Heer, *Ulmus appendiculata* Heer, *Zelkova Ungeri* Kov., *Juglans nigella* Heer, *J. acuminata* A. Br., *Cinnamomum Scheuchzerii* Heer, *Daphne personiaeformis* Weber, *Hedera Macclurii* Heer, *Cornus Studeri* Heer, *Cissus insularis* Heer, *Magnolia spectabilis* Knowlt., *Tilia sachalinensis* Heer, *Sterculia Glehniana* Heer?, *Acer trilobatum* (Sternb.) A. Br., *A. sachalinense* Heer, *A. ambiguum* Heer, *Sapindus defuncta* Heer, *Cupania longipes* Heer?, *Koelreuteria serrata* Heer, *Celastrus borealis* Heer, *Paliurus Colombii?, Prunus serrulata* Heer, *P. caulophylla* Heer, *Crataegus Furuhjelmii* Heer, *Sophora Schmidtiana* Heer, *Cassia lignitum* Ung., *Gleditschia duinensis* Heer, *Phyllites acuminatus* Heer, *Carpolithes rostratus* Heer.

Сравнивая эту флору с предыдущей, мы видим большое сходство между ними и, кроме того, исключительное господство во второй из них двудольных широколиственных древесных пород при большом количестве сережкоцветных и ничтожном числе голосеменных. Эта флора имеет много общих видов и особенно родов с верхнемеловыми флорами Буреинского Цагаяна и Сахалина.

К такому же выводу придем при рассмотрении прибайкальских ископаемых флор. В олигоценовых отложениях Тункинской и Байкальской впадин найдены остатки следующих растений, определенные И. В. Палибиным (1936): *Carpinus grandis* Unger, *Betula prisca* Etting., *Alnus rostratum* Unger, *Ulmus plurinervia* Unger, *Tilia* sp., *Salix varians* Goepp., *Sophora Schmidtiana* Heer, *Hedera auriculata* Heer. В этом мезофильном, широколиственном лесу в большом количестве росли крупные травы: *Equisetum Riabuchini* Palib., *Typha latissima* A. Br., *Phragmites oeningensis* A. Br. По берегам водоемов встречались *Glyptostrobus europaeus* Heer, *Taxodium tinajorum* Heer. В мелководных пресных и слабосоленых озерах росли *Trapa Kryshtofoviczii* V. Vassil., *Sagittaria pulchella* Heer. Флора эта имеет большое сходство с олигоценовой флорой Аляски, Сахалина (55% общих форм) и Камчатки (30% общих форм). Это говорит о широком распространении еще в палеогене одних и тех же типов в различных областях Голарктики.

Кстати, для сравнения приведем миоценовую флору из той же Тункинской котловины. В третичных (миоценовых, по Криштофовичу, 1928а) отложениях Тункинской котловины А. В. Ярмоленко (из Обручева, 1946) определил древесину *Pinus* sp., близкую к соснам средней части США, *Picea* sp. — из группы *Omorica* и *Tsuga*. В углистом веществе из того же района А. Н. Криштофович обнаружил многочисленные остатки однодольных (скорее всего *Cyperaceae*) и остатки папоротника *Onoclea sensibilis* L. И. М. Покровская в аргиллитах и угле Тункинской котловины (миоцен) обнаружила пыльцу следующих растений: *Pinus cembra* Pall., *Pinus* sp. *(Haploxylon), Picea* sp., *Abies* sp., *Tsuga* sp., *Keteleeria* sp., *Taxodium* sp., *Taxodiaceae* sp., *Cupresseae* sp., *Coniferae indeterminatae, Salix* sp., *Pterocarya* sp., *Carya* sp., *Betula* sp., *Alnus* sp., *Carpinus* sp., *Corylus* sp.. *Fagus* sp., *Quercus* sp., *Magnolia* sp., *Tilia* sp., *Nyssa* sp., *Ericaceae* sp., *Rhus* sp.

В этой флоре имеется большое количество хвойных, почти совершенно отсутствующих в олигоцене Тункинской котловины, но эта разница может объясняться чисто локальными причинами. Зато роды лиственных пород по большей части повторяются в обоих списках, что служит доказательством преемственности этих флор при спокойном развитии, не нарушаемом никакими катастрофами.

Палеоген о. Беринга, по определению В. И. Палибина (1905а), содержит: *Sequoia* cf. *spinosa* Newb., *Glyptostrobus europaeus* Heer, *Thuites Ehrenswardii* Heer, *Phragmites (alaskana* Heer), *Arundo* cf. *reperta* Grunow., *Cinnamomum* (?). А. Н. Криштофович правильность определения последнего подвергает сомнению.

В отложениях олигоценово-миоценового возраста бухты Корфа на севере Камчатки. И. А. Преображенским найдена флора (описанная А. Н. Криштофовичем) следующего состава: *Larix Preobrajenskyi* Krisht., *Lastraea, Glyptostrobus europaeus* Heer, *Picea* sp., *Pinus* sp., *Libocedrus, Alnus Kefersteinii* (Goepp.) Unger, *A. carpinoides* Lesq., *Betula, Corylus Macquarrii* (Forbes) Heer, *Populus balsamoides* Goepp., *Salix varians* Goepp., *S. remotidens* Lesq., *Quercus atriplicifolia* Krysht., *Juglans nigella* Heer, *J. acuminata* A. Br., *Hicoria kamtschatica* Krysht., *Acer macrophyllum* Pursh., *Celtis obliquifolia* Chaney и др. На Камчатке найдены: *Equisetum, Sequoia disticha* Heer, *Salix* sp., *Trochodendroides arcticus* (Heer) Berry, *Populus Richardsonii* Heer, *P. Zaddachii* Heer, *Cornus hyperborea* Heer, *Acer Paxii* Nath., *Fraxinus, Rubus, Tilia.*

Верхнемиоценовая флора Сахалина (агневская свита), по материалам М. О. Борсук, содержит 35 видов. Основную роль здесь играют 3 вида тополя, 6 видов березы, 5 видов ольхи, 4 вида береста. Имеется неопределенный вид бука, липа, 2 вида рябины, 3 вида боярышника. Сравнивая эту флору с верхнедуйской, обнаруживаем исчезновение ряда родов: *Quercus, Glycyrrhiza, Sophora, Acer, Elaeagnus* и др. Это обеднение свидетельствует о похолодании климата, что привело к усилению роли таких родов, как тополь, береза, ольха, берест. Но необходимо отметить, что названные роды не являются чем-то новым для флоры Сахалина; они были в ее составе еще в палеогене, а частично, и в мелу. Поэтому происшедший за указанный период процесс нельзя назвать иначе, как обеднением, происшедшим вследствие элиминации более теплолюбивых форм. Таким образом, на протяжении промежутка времени от мела до верхнего миоцена в результате постепенных изменений природных условий, без каких бы то ни было катаклизмов, произошла радикальная трансформация растительного покрова Сахалина, выразившаяся прежде всего в выпадении вечнозеленых представителей флоры (*Hedera, Cinnamomum, Ficus, Magnolia, Cycas, Nilssonia*) и теплолюбивых элементов из листопадных и голосеменных (*Platanus, Aralia, Viburnum, Sequoia, Taxodium, Glyptostrobus* и др.). В результате подобной элиминации первенствующую роль начали играть сережкоцветные.

Из пределов Уссурийского края и Сихотэ-Алиня имеется несколько списков ископаемых флор.

На п-ове Посьет у сел. Краскино (б. Новокиевского) и близ китайской границы у Хунчуна Э. Э. Анертом были собраны отпечатки флоры, определенной А. Н. Криштофовичем (1921б) и относимой им к олигоцену: *Equisetum* sp., *Osmunda Heeri* Gaud. (очень сходная с современной *Osmunda regalis* L.), *Sequoia Langsdorffii* (Brongn.) Heer, *S. Sternbergii* (Goepp.) Heer, *Taxodium distichum* Heer, *Clyptostrobus europaeus* Heer, *Pinus* sp., *Populus latior* A. Br., *Populus* sp., *Corylus Macquarrii* (Forbes) Heer, *Castanea Kubini* Kov., *Fagus Antipovii* Heer, *Quercus lonchitis* Ung., *Zelkova Ungeri* Kov., *Rhamnus cf. inaequalis* Heer, *Diospyros brachisepala* A. Br., *Porana* sp. и др.

И. В. Палибин (1915, 1917), по сборам П. В. Виттенбурга у ст. Угольная близ Владивостока в желтовато-красных глинах, составляющих кровлю угольной свиты, определил следующие виды: *Sequoia Langsdorffii* (Brongn.) Heer, *Betula prisca* Etting., *Carpinus grandis* Unger, *Quercus aizoon* Heer.

Названный автор эту флору, как и флору, собранную Ф. Б. Шмидтом в 1861 г. в бухте Посьет (*Osmunda Heeri* Gaud., *Taxodium distichum angustifolium* Heer, *Populus* sp., *Sequoia Langsdorffii angustifolia* Heer, *Ilex Schmidtiana* Heer, *Rhamnus acuminatifolia* U. Web. и *Leguminosites mandschuricus* Heer), относит к верхнему олигоцену.

В начале нашего столетия И. В. Палибиным были опубликованы ископаемые флоры с рр. Ванцин и Ботчи (1903, 1905б), по сборам Я. С. Эдельштейна, и позже (1921а, 1932) А. Н. Криштофовичем с р. Амагу, по сборам А. Г. Кузнецова. С р. Ванцин имеются *Sequoia Langsdorffii* (Brongn.) Heer, *Thuites Ehrenswardii* Heer, *Equisetum* sp. и *Gramineae*. С р. Ботчи известны *Sequoia Langsdorffii* (Brongn.) Heer, *Tsuga Schmidtiana* Palib., *Tsuga* sp., *Glyptostrobus europaeus* Heer, *Thuites Ehrenswardii* Heer, *Alnus Kefersteinii* (Goepp.) Ung., *Corylus Macquarrii* (For-

bes) Heer, *Carpinus grandis* Unger, *Betula prisca* Etting., *B. elliptica* Sap., *B. sachalinensis* Heer, *Sophora Edelsteinii* Palib., *Pinus* sp. sp.

С р. Амагу определены следующие виды: *Sequoia Langsdorffii* (Brongn.) Heer, *Glyptostrobus europaeus* Heer, *Thuites Ehrenswardii* Heer, *Abies Macclurii* Heer, *Ginkgo adianthoides* (Unger) Heer, *Alnus corylifolia* Lesq., *Corylus* sp., *Fagus Deucalionis* Ung., *Quercus platania* Heer, *Myrica* cf. *vindobodensis* Etting., *Acer* sp., *Rhamnus rectinervis* Heer, *Cornus Studeri* Heer, *Diospyros brachysepata* A. Br., *Porana sichota-alinensis* Krysht.

Повидимому, из отложений того же возраста с западного берега оз. Ханка (Турий Рог) Ф. Шмидтом доставлены отпечатки *Pinus monosperma* F. Schmidt, *Pinus* sp., *Zelkova Ungeri* (Kov.) Etting., *Acer* sp.

В Базовских месторождениях бурого угля близ г. Хабаровска Г. В. Васильченко нашел флору, определенную А. Н. Криштофовичем (1939) и отнесенную им к олигоцену: *Sequoia Langsdorffii* (Brongn.) Heer, *Acer* sp., *Buettneria tiliaefolia* Presl., *Diospyros* sp. и некоторые другие.

Все последние флоры относятся к олигоцену и, может быть, к верхнему эоцену. Более точно определить их возраст ввиду недостаточной изученности стратиграфии осадочных отложений невозможно. Все они принадлежат к тургайскому типу азиатских флор.

В Южно-уссурийском крае в Угловском районе из свиты песчаников, глин и сланцев Б. М. Штемпель собрал следующие виды: *Lygodium Kaulfussii* Heer, *Equisetum* sp., *Ginkgo adianthoides* (Unger) Heer, *Taxodium distichum miocenum* Heer, *T. gracile* Heer, *Glyptostrobus europaeus* Heer, *Sequoia Langsdorffii* (Brongn.) Heer, *Pinus* sp., *Phragmites* sp., *Alnus* sp., *Carpinus grandis* Unger, *Carpiniphyllum pyramidale* Goepp., *Corylus insignis* Heer, *Fagus Antipovii* Heer, *F. Deucalionis* Unger, *Castanea Kubinyii* Kov., *C. Ungeri* Heer, *Quercus lonchitis* Unger, *Q.* cf. *crispula* Bl. (?), *Quercus* sp., *Juglans nigella* Heer, *J. acuminata* A. Br., *Carya* sp., *Pterocarya* cf. *denticulata* Heer, *Trochodendroides* cf. *arcticus* (Heer) Berry (?), *Populus* cf. *balsamoides* Goepp., *P. Zaddachii* Heer, *Salix Lavateri* Heer, *S.* cf. *longa* A. Br., *Ulmus Braunii* Heer, *U. longifolia* Unger, *Zelkova Ungeri* Kov., *Z. Keaki* Sieb. (?), *Ficus tiliaefolia* (A. Br.) Heer, *Cinnamomum polymorphum* Heer, *Grewia obovata* Heer, *G. crenata* Hochst., *Tilia* cf. *sachalinensis* Heer (?), *Aesculus* sp., *Acer* sp., *Ziziphus* sp., *Ilex* sp., *Rhamnus Gaudinii* Heer, *Rh.* cf. *punctata* Heer, *Vitiphyllum* cf. *Naumannii* Nath., *Cornus* sp., *Hedera Macclurii* Heer (?), *Platanus Guilielmae* Goepp., *Prunus* sp., *Diospyros anceps* Heer, *Fraxinus juglandinanea* Unger. Эту флору А. Н. Криштофович (1939) относит к верхнему эоцену или нижнему олигоцену.

Сравнивая эти флоры с цагаянской верхнемеловой флорой, мы видим ряд общих видовых [*Taxodium distichum* Heer, *Sequoia Langsdorffii* (Brongn.) Heer, *Ginkgo adianthoides* (Unger) Heer, *Trochodendroides arcticus* (Heer) Berry] и родовых (*Grewia, Ficus, Populus, Diospyros, Platanus*) форм. Угловская флора более разнообразная, с решительным преобладанием лиственных пород с наличием, как и цагаянская, представителей вечнозеленых.

Приведенные выше олигоценовые флоры из разных районов советского Дальнего Востока (Посьет, Угольная, бухта Рассвет, рр. Ванцин, Ботчи, Амагу, Базовское угольное месторождение) обнаруживают несомненную преемственную связь с меловой и эоценовой флорами Приморья.

В них мы находим не только большей частью сходные роды, но очень много общих видов.

Во всех этих флорах, в том числе и в угловской, имеются современные роды, произрастающие и сейчас на Дальнем Востоке: *Phragmites, Pinus, Alnus, Carpinus, Corylus, Quercus, Juglans, Populus, Salix, Tilia, Acer, Ilex, Rhamnus, Cornus, Prunus, Fraxinus, Equisetum, Osmunda, Betula, Myrica.*

В олигоценовых флорах, кроме найденных в более древних флорах *Pinus,* отмечаются виды *Tsuga,* имеющиеся в настоящее время в Японии и в Америке, и *Abies.*

В олигоцене или в верхнем эоцене Китая (Маньчжурия), близ Мукдена),[1] по данным определений И. В. Палибина (1906) и Р. Флорина (Florin, 1922) отпечатков листьев из каменноугольных копей в Фушуне, господствующую роль играли голосеменные, особенно *Sequoia Langsdorffii* (Brongn.) Heer. *Glyptostrobus europaeus* Heer, повидимому, как и в настоящее время, был приурочен к болотистым долинам рек. Из лиственных пород на первом месте был бук (*Fagus Feroniae* Ung.). Кроме того, в составе этих лесов были тополь — *Populus glandulifera* Heer, ольха — *Alnus Kefersteinii* (Goepp.) Heer, дриофиллум (близкий каштану), дзельква — *Zelkova Ungeri* Kov. Из кустарников можно привести грабинчик (*Carpinus grandis* Unger), калину (*Viburnum Nordenskjöldii* Heer), *Panax* (?) *longissimum* Hook. По стволам деревьев вился папоротник *Lygodium*, и в настоящее время в изобилии растущий в юго-восточной Азии, на Ликейских островах, о. Тайвань и др. На почве росла *Osmunda lignitum* Giebel. Эндо (Endo, 1934) для этого же местонахождения опубликовал большой список ископаемых растений, сильно пополнивший предыдущие и тем самым давший бо́льшую определенность физиономии данной флоры. Наиболее характерные ее представители следующие: *Acer arcticum* Heer, *A. palaedistylum* Endo, *Ailanthus asiatica* Endo, *Alnus Kefersteinii* (Goepp.) Unger, *Banksia Saffordii* (Lesq.) Berry, *Betula prisca* Etting., *Carpinus grandis* Unger, *Celastrus borealis* Heer, *Cercis wilcoxiana* Berry, *Cinnamomum Scheuchzeri* Heer, *Comptoniphyllum Andersonii* Carpentier, *Corylus insignis* Heer, *C. Macquarrii* (Forbes) Heer, *Diospyros protokaki* Endo, *Dryophyllum tennesseensis* Berry, *D. dewalquei* Saporta et Marion, *Fagus Feroniae* Ung., *Feildenia bifida* Heer, *Ficus occidentalis* Lesq., *Ginkgo adianthoides* (Unger) Heer, *Glyptostrobus europaeus* Heer, *Hedera Macclurii* Heer, *Leguminosites, Lygodium Kaulfussii* Heer, *Myrica banksiaefolia* Ung., *Nelumbo* cf. *protolutea* Berry, *Otites chinensis* Endo, *Osmunda lignitum* Giebel, *Paliurus Colombii* Heer, *Planera Ungeri* Etting., *Platanus aceroides* Goepp., *Trochodendroides arcticus* (Heer) Berry, *Populus glandulifera* Heer, *P. latior* A. Br., *Quercus groenlandica* Heer, *Q. lonchitis* Ung., *Sabalites chinensis* Endo, *Salvinia preauriculata, Sequoia chinensis* Endo, *Trapa protonatans* Endo, *Taxodium distichum miocenum* Heer, *Viburnum Nordenskjöldii* Heer, *V. speciosum* Knowlton.

Изучение приведенного списка флоры приводит к выводу, что первоначальное представление о ней как о флоре с преобладанием хвойных рассеивается. На первое место выдвигаются многочисленные широколиственные древесные породы и кустарники. В составе этой флоры мы видим ряд субтропических элементов: *Banksia*, *Cercis*, *Cinnamomum*,

[1] И. В. Палибин считает эти остатки относящимися к миоцену.

Comptoniphyllum, *Diospyros*, *Hedera*, *Quercus lonchitis* Unger, *Sabalites chinensis* Endo и, пожалуй, папоротник *Lygodium Kaulfussii* Heer. Подобного рода смешанная, синтетическая флора характерна для южной Японии с ее по преимуществу субтропическими элементами. Поэтому прежнее представление о фушунской флоре как о флоре умеренной приходится существенно изменить. Конечно, она не является типичной субтропической флорой с преобладанием вечнозеленого элемента, но ее ни в коем случае нельзя отнести к тепло-умеренным флорам вроде колхидской или ленкоранской, где элементы вечнозеленой флоры играют совершенно ничтожную роль. Это одна из переходных флор с большим уклоном в сторону субтропической.

Если эту флору сравнивать с различными приведенными выше олигоценовыми флорами советского Дальнего Востока, то увидим, что они имеют много общих элементов. Лишь благодаря более южному положению Фушуна в его флоре относительно большую роль играют вечнозеленые; кроме того, в ней имелась пальма (*Sabalites*), пока не обнаруженная в более северных флорах Дальнего Востока. Это лишний раз доказывает наличие спокойного развития флоры на больших пространствах Дальнего Востока (в широком смысле) и постепенных изменений в пространстве (в широтном направлении и в зависимости от расстояния до морей) и времени общегеографической обстановки. Кроме того, отсюда же видно, что одни и те же систематические группы (семейства, роды и даже виды) были широко распространены по различным районам Дальнего Востока, постепенно трансформируясь в современные.

Из олигоцена Кореи (свиты Чоки, Рюда и Кисиу-Мейсен) описана (Криштофович, 1932) следующая богатая флора: *Aspidium*, *Sequoia*, *Glyptostrobus europaeus* Heer, *Pinus hepios* Unger, *P. laricio* M. B., *P. palaeostrobus* Heer, *Populus Zaddachii* Heer, *P. Gaudinii* Heer, *Salix varians* Goepp. и другие виды *Salix, Juglans nigella* Heer, *J. acuminata* A. Br. и другие виды *Juglans, Carya serraefolia* Goepp., *Pterocarya denticulata* Heer, *Carpinus grandis* Unger и др., *Alnus serrulata* Willd. и др., *Betula Brongnartii* Etting., *B.* cf. *Ermani* Cham., *Fagus Antipovii* Heer, *F. macrophylla* Heer, *Castanea Kubinii* Kov., *Quercus pseudocastanea* Goepp. и др., несколько видов *Ulmus, Zelkova, Ficus tiliaefolia* (A. Br.) Heer, *Prunus serrulata* Heer, *Amygdalus persicifolia* Web., *Acer palmatum* Thunb., *A. trilobatum* (Sternb.) A. Br., *A. pictum* Thunb. и др., *Rhamnus, Tilia* cf. *cordata* Mill. Это типичная флора тепло-умеренного климата без примеси субтропических элементов, за исключением *Ficus*.

Как видно по приведенным спискам, в верхнем эоцене — низах олигоцена Китая (Маньчжурия) и Кореи флора была почти идентичного состава с флорами советского Дальнего Востока, за исключением пальмы *Sabal*.

Верхнемиоценовая флора суйфунской свиты Приморского края (Криштофович, 1946) содержит следующие виды: *Glyptostrobus europaeus* Heer, *Taxodium distichum* Heer, *Sequoia Langsdorffii* (Brongn.) Heer, *Picea suifunensis* Krysht., *Fagus ferruginea* Ait., *Zelkova Keaki* Sieb., *Ulmus carpinoides* Goepp., *Cercidiphyllum japonicum S.* et Z., *Acer pictum* Thunb., *Rhamniphyllum ussuriense* Krysht., *Zizyphus tiliaefolia* (Ung.) Heer, *Vitis Nathorstii* Krysht. Эта флора вполне умеренного типа, в составе которой был целый ряд родов, в настоящее время отсутствующих в Приморском крае, — или совершенно вымерших или же живущих ныне в других областях. В составе её нет ничего существенного, чего не было бы в

этой области в предшествующие геологические эпохи. Эта флора является несомненным дериватом более древних флор того же края.

По сборам В. З. Скорохода в неогеновых отложениях на правом берегу р. Суйфуна А. Н. Криштофовичем определена небольшая флора в составе *Sequoia Langsdorffii* (Brongn.) Heer, *Corylus* sp., *Betula* sp., *Acer Nordenskjöldii* (Nath.) Schmalh.

В плотной миоценовой глине в бассейне р. Тадушу (Nowak, 1912) найдены остатки *Taxodium distichum miocenum* Heer, *Sequoia Langsdorffii* (Brongn.) Heer и неопределимые листья двудольных.

В окрестностях Вей-Чана (44° с. ш. и 117° в. д.) в провинции Жэхэ, повидимому, из миоценовых отложений Депап (Depape, 1932) определил следующие растения: *Pinus*, близкий к современному *Pinus koraiensis* S. et Z., бук, близкий к современному японскому *Fagus Sieboldii* Endl., граб, отождествляемый Депапом с современным *Carpinus laxiflora* Blume из Китая и Японии, дзелькву, близкую к *Zelkova acuminata* Planch. из Китая и Кореи, самшит, близкий к современным восточноазиатским видам, в частности к *Buxus japonica* Muell. Arg., водяной орех — *Trapa natans L.* var. *minor* Depape, а также березы, каштан, тополя, липы.

В провинции Шаньдун, близ дер. Шань-ван в миоценовых отложениях вулканического пепла найдены многочисленные отпечатки растений, определенные Чени (Chaney, 1937). Они относятся к родам *Acer, Juglans, Tilia, Ulmus, Carpinus*, и в настоящее время произрастающим в этой провинции. Но, кроме них, найдены теперь здесь не растущие *Ficus*, *Lindera*, *Pueraria*, *Mallotus*, имеющиеся южнее — в долине Янцзы и в субтропической зоне Японии.

Приведенные миоценовые флоры (суйфунская, вейчанская, шаньванская), насколько можно судить по их составу, являются непосредственными преемниками предшествующих дальневосточных флор. Из новых родов, не отмеченных прежде, можно указать лишь на род *Picea*. Это дает нам право еще раз подтвердить наше положение об автохтонном развитии флоры третичных широколиственных лесов.

В Японии неизвестны остатки ископаемых самой поздней эпохи мелового периода (датского яруса). В самых верхних слоях песчаников Хакобучи на о. Хоккайдо найдены остатки *Nilssonia*. Эти слои содержат довольно богатую флору (Криштофович, 1932): *Pteris frigida* Heer, *Asplenium Dicksonianum* Heer (?), *Pecopteris Torellii* Heer (?), *Glossoramites* cf. *Imaii* Endo, *Sphenozamites rogersianus* Fontaine, *Cycadeoidea nipponica* Endo, *Nilssonia* cf. *orientalis* Heer, *N. Jonstrupii* Heer, *N.* cf. *serotina* Heer, *Nilssonia* sp., *Libocedrus Sabiniana* Heer, *Sequoia heterophylla* Velenovsky, *Trochodendroides arcticus* (Heer) Berry, *Populus denticulata* Heer, *Rhamnites apiculatus* Lesq. и *Protophyllum obovatum* Newberry. Сюда же А. Н. Криштофович относит определенную им *Cycadeoidea ezoana* Krysht. на р. Юпеот на о. Хоккайдо. На маленьком о. Аваджи в самой верхней зоне Уракана (соответствует ороченскому ярусу Сахалина) находятся песчаники с остатками *Cycadeoidea* cf. *ezoana;* ниже этой зоны — конгломераты с *Inoceramus* cf. *regularis*, соответствующие, повидимому, отложениям Тауйской губы, Анадыря, Камчатки и Сахалина с остатками *Inoceramus*. Одновременной угловской флоре является флора свиты Ишикари (о. Хоккайдо): *Osmunda Heeri*, *Pteris groenlandica*, угленосная свита Бабай, находящаяся на границе эоцена и олигоцена, где найдены остатки пальмы *Sabal nipponica* Krysht. Несколько выше — *Woodwardia* cf. *Maxonii* Knowlt., *Liquidambar formosana* L. и *Nelumbium*.

Верхнеэоценовая флора о. Хоккайдо содержит роды *Sabal*, *Grewia*, *Ficus, Musa, Cinnamomum* и др. (Endo, 1935), что указывает на наличие в то время на Хоккайдо если не тропического, то во всяком случае субтропического климата.

Олигоценовая флора Эсторо содержит роды *Taxodium, Sequoia, Nelumbium, Liquidambar, Trapa* и др. Олигоценовая флора Кита-аики содержит *Populus*, *Platanus, Sequoia.* Эти флоры обнаруживают обеднение вечнозелеными формами и обогащение листопадными и голосеменными, что указывает на ухудшение климата со времени верхнего эоцена.

В олигоцене Ишикари (Хоккайдо) найдена следующая флора умеренного типа: *Sequoia Langsdorffii* (Brongn.) Heer, *Alnus Kefersteinii* (Goepp.) Unger, *Ficus alascana* Newberry, *F. groenlandica* Heer, *Equisetum. Quercus, Populus Zaddachii* Heer, *Trochodendroides arcticus* (Heer) Berry, *Zelkova Ungeri* (Kov.) Etting., *Vitis Brunneri* Ward., *Platanus Guillelmae* Goepp., *Juglans acuminata* A. Br., *Carpinus grandis* Unger, *Taxodium distichum* Heer. Только представители рода *Ficus* указывают на ее связи с более теплолюбивыми флорами.

В олигоценово-миоценовых отложениях Японии (Каннонзава) описаны: *Sequoia* sp., *Fagus Antipovii* Heer, *Alnus Kefersteinii* (Goepp.) Unger, *Abies* sp., *Pinus* sp., *Tilia, Comptoniphyllum japonicum* Nath., *Pteris, Taxus baccata* L. fossil., *Libocedrus, Quercus crispula* Bl., *Castanea Ungeri* Heer, *Carpinus, Liquidambar formosana* L., *Trapa Jokoyamai* Nath., *Cercis japonica* Sieb., *Thea japonica* Baill. fossil. В общем, умеренный облик флоры нарушается присутствием только таких форм, как *Liquidambar, Thea, Cercis.*

Нижнемиоценовые флоры Кокуни и Каннонзава включали роды *Bauhinia, 'Cercis, Comptonia, Laurus* и др. Эта флора обнаруживает свою субтропическую природу. Такого же возроста флора Мидзуко имела в своем составе *Liquidambar formosana* L., *Comptonia.*

Верхнемиоценовая флора из окрестностей Сендая (Endo, 1938) содержит 52 вида, из которых 13 сохранились на о. Тайвань и в Северной Америке, но отсутствуют в Японии. Там имеются роды *Glyptostrobus, Sequoia, Taxodium,* 7 видов *Acer, Cinnamomum camphora* Nees et Eberm., два вида *Ficus* и др. Эта флора также субтропического типа.

Из окрестностей Кобе Шикама (Shikama, 1938) описал миоценовую флору в 88 видов. В ее составе имеются папоротники — *Woodwardia, Osmunda,* хвойные, *Sequoia, Taxus*, 7 видов *Acer,* 4 вида *Cinnamomum, Ficus, Liquidambar formosana* L. (растущий и сейчас на о. Тайвань и в Корее), 6 видов *Quercus, Nerium, Diospyros, Salix, Sorbus, Tilia, Ulmus, Zelkova, Alnus, Carpinus, Hedera, Ilex, Magnolia* и др.

Состав этой несомненно субтропической флоры интересен в том отношении, что здесь наряду с типичными представителями субтропиков имеются такие роды, как *Acer, Salix, Sorbus, Tilia, Ulmus, Carpinus* — типичные представители умеренного климата.

В глинистых отложениях вблизи Нагасаки (33° с. ш.), перекрытых мощными вулканическими туфами, на берегу моря Норденшельдом была собрана описанная Натгорстом (Nathorst, 1888) коллекция, относимая к плиоцену. Здесь имеются роды: *Juglans*, *Carpinus*, острия, бук, дуб, дзельква, берест, линдера, стиракс, хурма *(Diospyros), Liquidambar, Deutzia, Sorbus, Cydonia,* софора, сумах *(Rhus)*, клен, крушина, виноград, магнолия и др. Обращает внимание полное отсутствие папоротников и наличие только одного хвойного (*Taxites*, близко к *Taxus* или *Taxodium*). Возможно, что это

чисто локальная особенность. Общий облик этой флоры носит переходный характер от умеренной к субтропической, с которой ее связывают только такие роды, как *Lindera, Styrax, Diospyros, Liquidambar, Magnolia, Cydonia,* уступающие по своей эдификаторной роли родам флоры умеренного пояса (*Juglans*, *Carpinus*, *Fagus*, *Quercus* и др.).

В Японии (в провинции Шиобари на о. Хонсю) в плиоценовых отложениях была найдена богатая флора с преобладанием листопадных пород: *Betula alba* L. *fossil.*, *B. sublenta* V. Vassil., *B. Schmidtii* Rgl., *Carpinus subjaponica* Nath., *Quercus crispula* Bl. fossil., *Fagus silvatica* L. fossil., *Fagus japonica* Max., *Tilia* cf. *cordata* Mall., *Acer Nordenskjöldii* (Nath.) Schmalh., *Corylus Sieboldiana* Blume, *Castanea sativa* Mill., *Ulmus japonica* Sarg., *Sorbus commixta* Hedl, *Acer diabolicum* Blume, *A. palmatum* Thunb., *A. pictum* Thunb., *Acanthopanax ricinifolium* Seem., *Cercidiphyllum japonicum* S. et Z. Из голосеменных определены: *Thuites, Taxus baccata* L. (*cuspidata* S. et Z.?), из водных ратений — *Potamogeton.*

В Японии в провинции Моги также в плиоценовых отложениях найден *Fagus ferruginea* Ait., в провинции Ивата (о. Хоккайдо) — *Juglans cinerea* L., *Alnus, Urtica, Carya.*

На севере о. Хонсю близ Ганамаки (Hanamaki) в верхнеплиоценовых отложениях (Miki, 1938) обнаружен *Juglans cinerea* L., росший в плиоцене по всей северной Евразии, а теперь сохранившийся лишь в Северной Америке. Кроме того, там найдены: *Alnus japonica* S. et Z., *Magnolia kobus* Kaempf., *Gleditschia japonica* Miq., *Vitis* sp., *Styrax obassia* S. et Z. Эти виды растут в настоящее время в Японии и Китае, а *Alnus japonica* S. et Z. — в Приморском крае. Некоторые из найденных видов являются вымершими (*Paliurus nipponicus* Miki) или растут в Иране (*Prunus Hausknechtii* Sch., *Pyrus* cf. *Wilhelmii* Sch.). Эта флора характеризует тепло-умеренный климат того времени.

На том же острове в центре найдена верхнеплиоценовая, частично нижнеплейстоценовая флора, в составе которой имеется большое количество видов, и теперь растущих в Японии и Китае. Сюда относятся *Cephalotaxus drupacea* S. et Z., *Chamaecyparis pisifera* S. et Z., *Crytomeria japonica* D. Don., *Pinus Thunbergii* Pall., *Quercus gilva* Blume (вечнозеленый), *Gleditschia japonica* Miq., *Wistaria floribunda* DC., *Acer crataegifolium* S. et Z., *Camellia japonica* L., *Styrax japonicum* S. et Z., *Paliurus nipponicus* Miki, *Zelkova, Fagus* и др. В составе этой флоры еще сохранилось небольшое количество вечнозеленых. Общий облик флоры характеризует климат как тепло-умеренный, близкий к современному.

В нижнеплейстоценовых отложениях близ Иокогамы Мики (1938) определил большое количество водяных растений: лотос — *Nelumbium nuciferum* Gärtn, *Euryale ferox* Salisb., водяной орех — *Trapa incisa* S. et Z. (=*T. predincisa* V. Vassil.), *Najas, Potamogeton, Sparganium.* Кроме того, здесь росли *Magnolia,* глициния (*Wistaria*), *Acer palmatum* Thunb. В нижних слоях этих отложений найдены *Paliurus nipponicus* Miki и *Ilex cornuta* Lindl., в современной флоре не сохранившиеся. Эта флора также свидетельствует скорее о тепло-умеренном, нежели субтропическом климате.

Близ Токио тем же автором определена из верхнеплейстоценовых отложений небогатая флора хвойных и листопадных, но вечнозеленые виды совершенно отсутствуют. Состав флоры указывает или на более холодный (по сравнению с современным) климат конца плейстоцена или, что вероятнее, на развитие этой флоры в верхних поясах гор. Последнее предположение тем более вероятно, что и в настоящее время вблизи Токио на вы-

соте 1500—2000 м над уровнем моря развивается флора подобного видового состава.

Наконец, в послеледниковых отложениях неолита близ Адзучи (Azuti) найдена флора с доминированием листопадных растений, при наличии лишь одного вечнозеленого — *Quercus glauca* Bosc. Большинство видов, найденных там (*Alnus japonica* S. et Z.. *Frangula crenata* Miq., *Symplocos crataegoides* Buch.-Ham., *Styrax japonicum* S. et Z.), сейчас растут по краям болот и рек. В таких же, повидимому, условиях росли и ископаемые деревья.

Из сравнения списков ископаемых японских флор, так же как и флор других областей, можно установить преемственные связи между предыдущими и последующими флорами с теми изменениями, которые объясняются как постепенно происходившим процессом трансформации видов, ухудшением климатических условий, орографии, выпадением ряда видов и родов вследствие меняющейся обстановки, так и местными причинами, отражающимися на составе узко локальных ископаемых флор.

Из произведенного обзора ископаемых флор различных областей восточной Азии и северо-западной Америки, начиная с верхнего мела и до плейстоцена, напрашиваются следующие выводы.

1. Верхнемеловые и нижнетретичные флоры арктических областей по своему систематическому составу весьма сходны с синхронными флорами средних широт. Поэтому гипотеза об арктическом происхождении третичных широколиственных листопадных (тургайских) лесов оказывается бездоказательной. Эта гипотеза, если принимать во внимание только ископаемые флоры, имеет под собой не больше оснований, чем всякая другая, тем более, как указывалось нами выше, ископаемые арктические флоры являются или синхронными или даже более молодыми по сравнению со сходными флорами более низких широт.

2. Просмотр списков ископаемых флор любой области, где эти флоры представлены последовательно в отложениях различных, следующих друг за другом геологических эпох, указывает на несомненную преемственную связь между ними. Это обстоятельство является свидетельством сравнительно спокойного, автохтонного развития флоры на основе развития местных флористических комплексов.

3. Общая тенденция в изменении состава флоры, начиная с верхнемелового времени до конца третичного периода, выражается в постепенном выпадении теплолюбивых, в первую очередь вечнозеленых, пород. Вследствие этого происходил отбор относительно более холодостойких элементов, из которых и сформировалась «тургайская» флора.

4. Указанная выше тенденция без сомнения находится в связи с ухудшающимися, начиная с того же времени, тепловыми условиями в современных средних и высоких широтах северного полушария.

5. Приходя к выводу об автохтонном развитии третичных флор северного полушария, мы в то же время ни в коей мере не отрицаем возможности расселения живых организмов. Оно происходило с самого начала зарождения жизни, как происходит и сейчас. Но нельзя преувеличивать масштабы этого явления. Растительные комплексы никогда не мигрировали сплошным фронтом, а лишь постепенно проникали, внедряясь в соседние комплексы отдельными экземплярами и видами.

6. Нам пока что неизвестны время и область зарождения двудольных вообще, хотя для многих их групп родиной, возможно, является восточная и юго-восточная Азия и тропические широты других частей земного шара. Но к началу третичного периода многие группы,

вошедшие потом в состав тургайской флоры как ее неотъемлемые члены (*Populus, Salix, Tilia, Acer, Carpinus, Betula, Corylus, Alnus* и многие другие), были уже широко распространены в Голарктике как в широтном, так и в долготном направлениях. Поэтому нет никакой необходимости строить гипотезу о зарождении тургайского комплекса в Арктике. Типичные его представители еще до момента оформления тургайской флоры как особого комплекса были уже во многих областях северного полушария. По отношению к каждому из них в отдельности вопрос об области возникновения, а следовательно, и о путях миграции должен решаться на основании монографической обработки. Последняя же в отношении тех групп, которые затронуты ею, решительно указывает на юго-восточную Азию как на очаг их зарождения.

Наши общие представления об автохтонном развитии флоры дальневосточных третичных лесов находят созвучные отклики в работах В. Б. Сочавы (1944) и А. И. Толмачева (1949). Само собой разумеется, наши взгляды на ряд существенных деталей этого вопроса не всегда совпадают со взглядами того или другого ученого. В. Б. Сочава отрицает наличие вертикальной поясности в третичное время, с чем мы не можем согласиться. Точка зрения А. И. Толмачева (1949, 1954) противоположна точке зрения предыдущего автора. Становление горной темнохвойной тайги он склонен относить вглубь третичного времени, что нам кажется неправильным. Признавая наличие вертикальной поясности растительного покрова в горах Дальнего Востока и Сибири в третичный период, слишком рискованно все же переносить на него представление о современных растительных поясах. Несомненно, что флористический состав и общий облик различных высотных комплексов в третичное время были существенно иными, чем сейчас, и видовая насыщенность их была значительно большей. Темнохвойная тайга в ее современном облике явление сравнительно молодое, сформировавшееся в конце плиоцена—плейстоцене. Хвойным лесам Дальнего Востока в третичное время неморальный характер был более свойствен, нежели в современный период (Васильев, 1955).

II. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ И СЕВЕРНЫХ ОБЛАСТЕЙ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

Изменения в составе флоры области дальневосточных третичных лесов, которые произошли, начиная с конца третичного времени, не могут идти в сравнение с тем опустошением, которое постигло флору более северных областей — Восточной Сибири, крайнего северо-востока Азии, Камчатки и Охотского побережья. Эти области, имевшие в верхнемеловое и третичное время флоры, однотипные с более южными областями, в настоящее время покрыты растительностью совершенно иного облика и состава. Во флоре и особенно в растительности этих областей третичные элементы играют подчиненную, зачастую ничтожную роль. Последнее будет ясно из флорогенетического анализа, к которому мы сейчас переходим.

Флорогенетические элементы Восточной Сибири

Современная растительность Восточной Сибири сформировалась на основе уцелевших от растительного покрова третичного времени наиболее холодостойких элементов флоры. Дальнейшая трансформация последних происходила на территориях, обладавших суровым континентальным климатом с наличием в почвах вечной мерзлоты. В состав этой раститель-

ности входят также альпийские и аркто-альпийские элементы, сформировавшиеся в горных и арктических областях Азии и Северной Америки.

Как показывает флористический и фитоценологический анализ, в составе растительности Восточной Сибири, в которую мы включаем все пространство от Енисея на западе до водораздельных хребтов (Джугджур, Колымский водораздел и Гыданский хребет) на востоке, имеются элементы различного географического происхождения. Для большей цельности картины присоединим сюда и крайний северо-восток Азии (Чукотско-Анадырский и Пенжинский края и Камчатку), имевший общую с Восточной Сибирью историю развития растительного покрова.

1. Наиболее крупную и наиболее заметную в ландшафтном отношении группу растительности, объединяемую единством происхождения, возглавляет даурская лиственица (*Larix dahurica* Turcz., s. l.), являющаяся основным эдификатором лесных насаждений Восточной Сибири. К этой группе по ряду экологических и биологических свойств относятся следующие виды: березка Миддендорфа (*Betula Middendorffii* Trautv. et Mey.), березка тощая (*Betula exilis* Sukacz.), багульник стелющийся [*Ledum decumbens* (Ait.) Lodd.], осока блестящая (*Carex lugens* Holm.), клюква мелкоплодная (*Oxycoccos microcarpus* Turcz.), осока шаровидная (*Carex globularis* L.), пушица влагалищная (*Eriophorum vaginatum* L.).

2. Близкую к предыдущей, но, по всей вероятности, иного происхождения группу образуют два кустарникообразных деревца — кедровый стланик (*Pinus pumila* Rgl.) и кустарниковая ольха [*Alnaster fruticosus* (Rupr.) Ldb.], свойственные по преимуществу субальпийскому поясу гор, но в северной части образующие зональную кустарниковую тундру, а местами вследствие температурной инверсии даже в сравнительно низких широтах снижающиеся до уровня моря. Их заросли сопровождаются многочисленной свитой травянистых растений и кустарничков [например, *Polygonum tripterocarpum* A. Gray, *Salix berberifolia* Pall., *S. leucophylla, Rhododendron chrysanthum* Pall., мхов и лишайников *Cetraria Richardsonii* Hook., *C. nivalis* (L.) Ach., *C. chrysantha Tuck.*].

3. Совершенно особую, вполне самостоятельную в флорогенетическом и фитогенетическом отношении группу представляют ива-чосения [*Chosenia macrolepis* (Turcz.) Kom.] и тополь душистый (*Populus suaveolens* Fisch.) со свитой сопровождающих их травянистых растений: *Calamagrostis Langsdorffii* (Link.) Trin., *Mulgedium sibiricum* Less., *Aruncus silvester* Kostel. и ряд других. Эта группа на фоне лиственичной восточносибирской тайги выделяется как совершенно несвойственное последней ландшафтное явление и без сомнения представляет сильно обедненный дериват третичных долинных лесов Восточной Сибири.

4. Весьма близкую к предыдущей по происхождению, но отличную по экологии группу составляют береза Каяндера (*Betula Cajanderi* Sukacz.) и кустарниковая береза — *Betula extremiorientalis* O. Kus. et V. Vassil., приуроченные главным образом ко вторым террасам рек. Рощи каяндеровой березы часто сопровождают ковры грушанок: *Pirola incarnata* Fisch. и *Moneses uniflora* A. Gray. Это также реликты третичных лесов.

5. Довольно обособленную и широко распространенную группу, так же как и две предыдущие, связанную происхождением с третичной лесной и болотной растительностью, представляет комплекс вересковых: *Ledum macrophyllum* Tolm., *L. palustre* L., *Andromeda polifolia* L., *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench., *Empetrum* sp. sp., *Vaccinium uliginosum* L., *Vaccinium vitis idaea* L., *Oxycoccos quadripetalus* Gilib. Эта группа, в противоположность всем предыдущим, характеризуется весьма обширным гол-

арктическим распространением. Некоторые из перечисленных видов связаны исключительно с болотами, главным образом переходными и верховыми, другие же обладают более широкой амплитудой экологической приспособляемости. Обе названные подгруппы входили в состав травяно-кустарничкового покрова третичных смешанных лесов. Некоторые из представителей этой группы до сих пор сохранили вечнозеленую листву, являющуюся свидетельством их южного происхождения. Широкое циркумбореальное распространение говорит за высокую ее древность и в то же время подтверждает связь ее происхождения со смешанными лесами тургайского типа. Развитие переходных и сфагновых болот в конце плиоцена и на протяжении плейстоцена увеличило экологический размах некоторых представителей этой группы. Весьма близким к ней является *Rhododendron parvifolium* Adams, приуроченный к лиственичникам по заболоченным вторым террасам.

6. Моховая и травянистая флоры болот представляют молодой комплекс, наметившийся на грани третичного и четвертичного периодов и окончательно сформировавшийся к современной (геологической) эпохе. Большинство представителей болотной растительности имеет также широкое циркумбореальное распространение, но наряду с ними имеются виды с узким (восточносибирским) ареалом: *Smilacina trifolia* Desf., *Carex appendiculata* (Trautv.) Kük., *C. stans* Drej., *Eriophorum Komarovii* V. Vassil. И. Д. Богдановская-Гиэнеф (1946) считает, что основная часть болотной флоры — восточносибирского происхождения.

7. В юго-западной части Восточной Сибири до бассейна Алдана распространены хвойные породы «алтайского» центра происхождения: *Abies sibirica* Ldb. и *Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr, образующие самостоятельные насаждения по склонам гор или долинам рек или же смешанные друг с другом или с даурской лиственицей. Сюда же относится и сибирская ель (*Picea obovata* Ldb.), доходящая до Охотского побережья. Эти породы сопровождаются свитой травянистых растений. Современное глубокое захождение их в пределы юго-западной и западной частей края является остаточным от третичного времени. Две первые породы раньше, повидимому, насколько можно об этом судить на основании палеоботанических данных, значительно дальше заходили на восток.

8. В юго-восточной части Восточной Сибири (бассейн Алдана) по глубоким, ущельеобразным долинам рек и по склонам к ним также с третичного времени сохранились реликтовые насаждения аянской ели (*Picea ajanensis* Fisch.) с комплексом сопровождающих ее травянистых растений [*Callianthemum isopyroides* (DC.) Witasek, *Linnaea borealis* L., *Moneses uniflora* A. Gray, *Cystopteris sudetica* A. Br., *Trientalis europaea* L., *Adoxa moschatellina* L., *Pirola secunda* L., *Moehringia lateriflora* Fenzl., *Vaccinium myrtillus* L. и др.], типичных спутников хвойно-широколиственных и темнохвойных лесов. К сожалению, насаждения ели в этой части ее ареала очень мало изучены.

К тому же древнему третичному комплексу близка *Betula grandifolia* Litw.,[1] встреченная в северной части Амурского края и в Лено-Вилюйской котловине.

9. Весьма характерным элементом растительного покрова южной части Восточной Сибири от Джугджура до Байкала являются насаждения каменной шерстистой березы (*Betula lanata* V. Vassil.), приуроченной к

[1] Этот вид, видовой эпитет которого был использован ранее, И. В. Васильев предлагает называть *B. Demetrii* Ig. Vassil., в честь Дмитрия Ивановича Литвинова.

верхней границе леса. Снизу по рельефу эта порода контактирует с лиственничниками, а сверху с зарослями кедрового стланика. Состав ее свиты был нами детально рассмотрен в особой работе (1941).

10. Особое место в составе лесного покрова Восточной Сибири занимает обыкновенная сосна (*Pinus silvestris* L.), насаждения которой в основном приурочены к южным экспозициям горных склонов и ко вторым террасам. Из характерных для ее насаждений растений можно назвать *Rhododendron dahuricum* L., *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spr., *Aquilegia parviflora* Ldb. и ряд других ксерофитных или гемиксерофитных растений, часто даже с примесью степняков (*Ephedra monosperma* C. A. M., *Poa angustifolia* L., *Carex supina* Willd., *Veronica incana* L.) на бурых почвах. Насаждения сосны в Восточной Сибири, очевидно, вычленились из состава мезофильных третичных лесов, вследствие ксерофилизации климата на протяжении плейстоцена и современного периода.

11. Значительную роль в составе растительного покрова Восточной Сибири играют степные и остепненные участки, приуроченные в основном к хорошо освещенным южным склонам, ко вторым террасам и их склонам, реже к гривам (релкам) речных долин, к межаласным повышениям Лено-Вилюйской котловины. К числу эдификаторов и наиболее важных компонентов степных участков Восточной Сибири относятся следующие виды: *Festuca lenensis* Drob., *Carex supina* Willd., *Potentilla nivea* L., *Veronica incana* L., *Ephedra monosperma* C.A.M., *Poa angustifolia* L., *Galium verum* L., *Artemisia sacrorum* Ldb., s. l., *Thymus serpyllum* L. (s. l.), *Stipa decipiens* Smirn., *S. capillata* L., *S. attenuata* Smirn., *Festuca sulcata* Hack., *Koeleria gracilis* Pers. и некоторые другие.

Большое значение в строении степных ценозов Восточной Сибири имеют также виды: *Agropyrum jacutorum* Nevski, *Potentilla Tollii* Trautv. (верхоянский эндем), *Brachypodium villosum* Drob., *Poa botryoides* Trin., *P. dahurica* Trin., *Festuca kolymensis* Drob., *Chrysanthemum sibiricum* Fisch., *Dianthus repens* Willd., *Dracocephalum palmatum* Steph., *Agropyrum cristatum* (L.) Gaertn., *Carex duriuscula* C.A.M.

Степная флора Восточной Сибири своим происхождением связана в основном с дауро-монгольскими степями, хотя имеются виды и более широкого распространения. Есть многочисленный список видов, эндемичных для Восточной Сибири, но близко родственных видам степной зоны Евразии (Караваев, 1945). Время проникновения степных элементов в Восточную Сибирь почти до крайних северо-восточных пределов Азии обычно относят к ксеротермическому периоду, но вероятнее, что это проникновение началось еще раньше.

12. Очень важным флорогенетическим элементом Восточной Сибири является альпийская и аркто-альпийская растительность, широко распространенная в альпийском поясе гор, но в виде исключения встречающаяся в некоторых местах центральной Якутии и в пределах лесной зоны, иногда в контакте или даже в смеси со степной растительностью. Наиболее характерными представителями этой группы являются: *Cassiope ericoides* G. Don., *Loiseleuria procumbens* Desv., *Stereocauton paschale* (L.) Fr., *Cetraria nivalis* (L.) Ach., *Selaginella sibirica* Hier., *Cobresia filifolia* Clarke, *Leontopodium sibiricum* Cass., *Papaver nudicaule* L., *Hierochloe alpina* (Lilj.) Roem. et Schult., *Carex melanocarpa* Cham., *Silene stenophylla* Ldb., *Aster alpinus* L., *Arctous alpina* (Sprgl.) Niedz., *Dryas* sp. sp., *Tofieldia cernua* Sm., *T. nutans* W., *Saxifraga bronchialis* L., *S. punc-*

tata L., *Salix cuneata* Turcz., *Claytonia acutifolia* Pall., *Salix hastata* L., *Woodsia glabella* R. Br., *Dryopteris fragrans* Schott и многие другие.

13. Сюда близки альпийские виды, тяготеющие к области Охотского моря, но представляющие особую самостоятельную флорогенетическую группу: *Sorbaria Pallasii* (G. Don.) A. Pojark., *Ribes fragrans* Pall., *Artemisia Kruhseana* Bess., *Dicentra peregrina* (Rud.) Fedde, *Wahlenbergia (Popoviocodon) homallanthina* (DC.) A. Fedor., *Sedum cyaneum* Rud., *Carex stenantha* Kük., *Rhododendron Redowskianum* Max., *Rh. kamtschaticum* Pall., *Cassiope Redowskiana* G. Don.. являющиеся реликтами древней альпийской флоры «Охотии», но частично заходящие на крайний северо-восток Азии в пределы Восточной Сибири.

Флористический анализ

Не имея возможности привести анализ всего флористического состава с точки зрения флорогенетических связей, остановим наше внимание лишь на некоторых руководящих представителях флоры Восточной Сибири.

Начнем с рода *Larix*. В пределах Восточной Сибири имеется несколько его видов: *L. dahurica* Turcz., *L. Cajanderi* Mayr, *L. sibirica* Ldb., *L. ochotensis* B. Kolesn., *L. Middendorffii* B. Kolesn. По Б. П. Колесникову (1946), эти виды в систематическом отношении делятся следующим образом: *Larix dahurica* Turcz. и *L. Cajanderi* Mayr. относятся к ряду *Dahuriciformes*; *L. ochotensis* B. Kolesn. входит в состав ряда *Pacificae*, а оба названные ряда входят в состав цикла *Extremiorientales*; *L. Middendorffii* B. Kolesn. относится к ряду *Olgensiformes*, *L. sibirica* Ldb. к ряду *Eurasiaticae*, а оба последних ряда входят в состав цикла *Circumpolares*. Циклы *Extremiorientales* и *Circumpolares* составляют секцию *Pauciseriales*. Таким образом, все восточносибирские и дальневосточные виды лиственниц довольно близки между собой. Обособление их произошло на протяжении последних геологических периодов — плейстоцена и голоцена. Среди них резко морфологически и особенно экологически выделились два вида: *L. Cajanderi* Mayr и *L. dahurica* Turcz., которые вследствие особенностей своего развития выработали способность мириться с наличием расположенной близко к поверхности вечной мерзлоты. Эта особенность выработалась у них сначала на территории древней Берингии, в том числе на крайнем северо-востоке Азии на протяжении плейстоцена, вследствие малого количества атмосферных осадков, а затем была приобретена и более южными их популяциями. Малое количество осадков приводило к малоснежным зимам, к сильному промерзанию грунтов и образованию вечной мерзлоты. Закалившись в подобных условиях, данные виды получили преимущество в борьбе за существование перед другими видами лиственниц, не получивших подобной закалки. Когда в конце плейстоцена и в начале голоцена континентальность климата Восточной Сибири стала нарастать все более и более, то эти породы (точнее вид, являющийся родоначальным для них обеих) начали вытеснять лиственицы, родственные сибирской. Географическая и главным образом экологическая экспансия лиственниц родства *Larix dahurica* разрезала ареал лиственниц, родственных сибирской. Отсюда становится ясной картина расселения лиственниц в недалеком геологическом прошлом и их филогенетические отношения, как они рисуются в цитированной работе Б. П. Колесникова. Но из этого отнюдь нельзя делать вывод об арктическом происхождении всего рода *Larix*, как представляется это Б. П. Колесникову (1946) и

Н. В. Дылису (1947). Выдвинутая В. Н. Сукачевым (1924) гипотеза о южных генетических связях рода *Larix* с родом *Cedrus* и его южном происхождении кажется нам нисколько не поколебленной. Происхождение рода *Larix* и возникновение и развитие его отдельных ветвей — разные явления, относящиеся к совершенно различным моментам геологической истории. Если возникновение рода *Larix* можно датировать низами третичного периода или верхним мелом, то моменты возникновения групп даурской и сибирской лиственииц относятся к последним страницам геологической истории и районы их возникновения представляют вторичные, если не третичные, центры видообразования. Поэтому движение группы даурской лиственицы с севера на юг, если придерживаться этой точки зрения, ни в коем случае нельзя переносить целиком на весь род *Larix*, пути расселения которого были весьма разнообразны в различное время и среди различных его групп.

Повидимому, все виды лиственииц этих областей в основном сформировались на базе третичных их предшественников — обитателей этих же областей (например, *L. Preobrajenskii* Kryslit. из миоцена бухты Корфа); в основе современного географического распространения всех названных групп и видов лежит географическое распространение их предковых форм в третичное время с теми изменениями во взаимном их положении, которые были отмечены выше в связи с позднейшими расселениями.

В тесных фитоценотических отношениях с группой восточносибирских и северо-дальневосточных лиственииц находятся такие виды, как *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd., *L. palustre* L., в меньшей степени, повидимому, *L. macrophyllum* Tolm., основной ареал которого в Азии лежит в области современных дальневосточных смешанных лесов. Все три названных вида находятся между собой в тесных родственных отношениях. Наиболее сохранившим черты древнего типа этого рода является *L. macrophyllum* A. Tolm., который в Приморье является компонентом сложных широколиственно-хвойных лесов с участием в покрове кустарника из сем. аралиевых — *Echinopanax elatum* Nakai. *Ledum macrophyllum* A. Tolm. находится также в теснейшем родстве с *L. hypoleucum* Kom., ареал которого не выходит за пределы дальневосточных смешанных лесов. Оба эти вида являются, повидимому, самыми древними представителями рода *Ledum* в Евразии. С этой точки зрения широко распространенный *L. palustre* L. и восточносибирский *L. decumbens* Ait. более молодые виды, из которых последний — *L. decumbens* Ait. — является наиболее видоизменившимся под воздействием резко континентального климата северо-восточной Азии.

С лиственичными лесами Восточной Сибири ценотически связан обширный комплекс лугово-болотной флоры: *Carex globularis* L., *C. lugens* Holm., *C. wiluica* Meinsch., *C. accrescens* Ohwi, *C. caespitosa* L., *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench., *Andromeda polifolia L., Rhododendron parvifolium* Adams и многие другие. Несомненно, что все эти виды как таковые первоначально сложились на северо-востоке Азии и на территории древней Берингии, как и лиственицы родства *L. dahurica* Turcz., но флористические связи указывают на их более южную природу. Относительно вересковых в этом отношении не может быть никакого сомнения. Плотные кожистые блестящие, частично перезимовывающие листья, а также приуроченность огромнейшего большинства представителей этого семейства к субтропическим широтам и некоторым областям южного полушария (южная Африка) с достаточной ясностью подтверждают это. Все эти виды в периоды спокойного развития флоры на протяжении третичного периода, когда тепло-умеренный пояс значительно далее распро-

странялся на север, в лице своих предковых форм далеко продвинулись на север и под влиянием постепенно ухудшающихся условий трансформировались в современные формы. То же самое в основном можно сказать относительно осок. Сем. *Cyperaceae* в лице более примитивных представителей *(Cyperus, Kyllingia, Scirpus, Bulbostylis, Fimbristylis)* приурочено к тепло-умеренному, субтропическому и даже тропическому поясам. Упомянутые выше *Carex globularis* L., *C. lugens* Holm., *C. wiluica* Meinsh. — виды типично бореальные. *Carex lugens* Holm. — берингийский по своему современному ареалу и, повидимому, по происхождению, два другие — евразиатские, если придерживаться точки зрения И. Д. Богдановской-Гиэнеф с центром формирования в Берингии. Повидимому, это правильно и по отношению к голарктической *C. caespitosa* L., принадлежащей к группе осок, особенно богато представленных в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке.

Что же касается *C. accrescens* Ohwi, произрастающей как среди травяного покрова лиственичников, так и в зоне хвойно-широколиственных лесов, то ее распространение в зоне тайги мы склонны рассматривать в качестве реликтового. *Rhododendron parvifolium* Adams — вид, конечно, бореальный, но линии родства связывают его с южными и даже тропическими представителями рода, большинство видов которого распространено в субтропической и тропической зонах. Наличие его, а также *Rh. Adamsii* Rehd. и других видов этого рода (*Rh. chrysanthum* Pall., *Rh. kamtschaticum* Pall., *Rh. Redowskianum* Max.) в глубине таежной зоны вплоть до тундровой является доказательством более благоприятных климатических условий прошлых геологических эпох, когда там произрастала богатая растительность более южного облика, в состав которой входили предковые формы названных видов рододендронов. При постепенном ухудшении условий эти формы трансформировались в современные, большей частью приземистые, часто карликовых размеров виды, отчасти с опадающей листвой (*Rh. kamtschaticum, Rh. Redowskianum*). Только один из них является лесным видом, образующим подлесок в лиственичниках по сырым надпойменным террасам, — *Rh. parvifolium* Adams., остальные же приурочены к субальпийскому или альпийскому поясу. реже к верхней части лесного пояса. В таких же или близких условиях произрастает ряд других вересковых: *Cassiope ericoides* G. Don., *C. tetragona* G. Don., *Phyllodoce coerulea* (L.) Gren., *Loiseleuria procumbens* Desv., *Arctous alpina* (Sprgl.) Niedz., образующих весьма заметную группу в составе верхних поясов гор Восточной Сибири и Дальнего Востока и вместе с *Vaccinium vitis idaea* L., *V. uliginosum* L., видами *Empetrum* — на фоне лишайниково-мохового ковра — своеобразную высокогорную восточносибирскую тундру.[1] Кстати отметим, что, кроме *V. uliginosum* L. и *Arctous alpina* (Sprgl.) Niedz., все названные виды являются вечнозелеными, что служит признаком их южного происхождения. Наиболее характерной чертой их адаптации к суровым условиям современного климата являются карликовые размеры и, пожалуй, сохранение вечнозелености, содействующее приспособлению их к краткому вегетационному периоду.

Populus suaveolens Fisch. своим ближайшим родственником имеет *P. Maximoviczii* A. Henry, распространенного в Приморском крае в области хвойно-широколиственных лесов в составе сложных долинных насаждений. Родственные ему виды имеются на Сахалине и в Японии. Приуроченность их к сложным насаждениям подзоны смешанных лесов тепло-

[1] Может быть, правильнее ее назвать «берингийской».

умеренного пояса является указанием на сохранение на севере *Populus suaveolens* Fisch. с третичного периода, когда там существовала более богатая в видовом отношении флора.

Chosenia macrolepis (Turcz.) Kom., относящаяся к монотипному роду *Chosenia*, занимает на востоке обширный ареал, охватывающий Маньчжурскую, Восточно-сибирскую и часть Евросибирской флористических областей. Экологически этот вид весьма близок к предыдущему, будучи приурочен исключительно к песчано-галечным отложениям речных долин. На северо-востоке он образует или чистые насаждения или в смеси с тополем, в Якутии, кроме того, его можно встретить в смеси с лиственицей или елью. На юге Приморья нам почти не приходилось встречать чистых насаждений чосении, так как она там обычно входит в состав сложных долинных лесов, достигая размеров дерева первой величины, в особенности по долинам горных рек и ручьев. Некоторые черты морфологии, сближающие ее с тополями и ставящие ее в положение связующего звена между родами *Salix* и *Populus*, указывают на древность ее происхождения и на южные родственные связи.

Теперь кратко остановимся на степной флоре Восточной Сибири. Анализ ее был дан М. Н. Караваевым в одной из его работ по центральной Якутии (1945). В состав флоры якутских степей, по М. Н. Караваеву, входят следующие группы растений: 1) широко распространенные в евразиатских степях, 2) приуроченные к горам центральной и Восточной Сибири (горностепные), 3) горнотундровые (выходцы с гор и тундровой зоны), 4) растения южных степных районов, связанные своим происхождением с Центральной Азией, 5) степные формы, характерные для восточного крыла евразиатских степей, 6) виды эндемичные.

К первой группе относятся, например, следующие виды: *Poa angustifolia* L., *Avenastrum Schellianum* (Hack.) Roshev., *Carex praecox* Shreb., *Cerastium arvense* L., *Arenaria graminifolia* Schrad., *Silene wolgensis* (Willd.) Bess., *S. repens* Patr., *Anemone silvestris* L., *Arabis pendula* L., *Erysimum cheiranthoides* L., *Sedum purpureum* Link., *Artemisia scoparia* W. et K., *Dracocephalum Ruyschiana* L., *Veronica incana* L., *Medicago falcata* DC. и многие другие.

Ко второй группе относятся: *Vicia multicaulis* Ldb., *Gentiana decumbens* L., *Carex pediformis* C.A.M., *Castilleja pallida* Kunth., *Oxytropis uralensis* (L.) DC. и ряд других. Такие виды, как *Astragalus dasyglottis* Fisch. и *A. vaginatus* Pall., устанавливают связь степной флоры Якутии с горной флорой Алтая.

Якутский эндемик — овсец Крылова (*Helictotrichon Krylovii* Pavl.) является близко родственным к *H. hissaricum* (Roshev.) Nevski, *H. desertorum* Nevski, *H. tianshanicum* Nevski, *H. mongolicum* Nevski и *H. Fedtschenkoi* (Hack.) Nevski.

Наиболее близким к якутскому является *H. mongolicum* Nevski, входящий в состав ценозов, весьма близких к тем, в состав которых входит *H. Krylovii* Pavl. Другой якутский эндемик — *Agropyrum jacutorum* Nevski — близко родственные виды имеет в горных районах Тянь-Шаня, Алтая, Саян, Монголии, Даурии, Амурского края, Крыма и Урала. Сказанного достаточно, чтобы видеть, куда ареологически тяготеет якутский вид. В основном такие же связи обнаруживает *Stellaria jacutica* B. Schischk. Следующий якутский эндем — *Artemisia pubescens* Ldb. — очень близок к монгольско-южносибирскому виду *Artemisia commutata* Bess. Европейская лесостепная осочка *Carex humilis*

Leyss. в Восточной Сибири заменяется викарирующим видом *Carex lanceolata* Boott.

К средиземно-голарктическому элементу относятся следующие якутские степные виды: *Artemisia frigida* Willd., *Alyssum lenense* Adams., *Artemisia sericea* Web., *Astragalus stenoceras* C.A.M., *Allium splendens* Willd., *Gagea provisa* Pascher и многие другие. К евразиатской группе относятся *Iris flavissima* Pall., *Allium senescens* L., *Corispermum sibiricum* Iljin и *C. crassifolium* Turcz. Последний встречается также на песчаных наносах в долине р. Анадырь.

Основное ядро (50%) во флоре якутских степей образуют голарктические элементы. Большую группу составляют центральноазиатские виды, количество которых во флоре Якутии достигает 75 видов, что составляет до 35% всех степных видов Якутии. Большое значение для формирования степной флоры Якутии, по мнению М. Н. Караваева, имел даурско-монгольский флорогенетический центр. Следовательно, вся без исключения степная флора Якутии близка флорам наших обширных степных равнин или горных областей или же степям Монголии. Эндемичные виды Якутии обнаруживают те же самые связи.

Таким образом, современная флора Восточной Сибири в лице преобладающей части своих представителей является сильно переработанной в условиях плейстоценового и современного климата третичной флорой. В этом смысле она является продуктом климатических условий Восточной Сибири и крайнего северо-востока Азии, но древние филогенетические связи отдельных систематических групп тяготеют к более южным областям. Некоторые группы до сих пор в сравнительно мало измененном виде произрастают в сохранившихся островах дериватов третичных лесов, для других эти древние связи устанавливаются лишь косвенно, через другие виды.

Вполне естественно, что в южных частях Восточной Сибири (верхняя часть бассейна Алдана, бассейны рр. Олекмы, Витима и др.) флористический состав сохранил более черт третичной флоры по сравнению с ее северными областями, но эти элементы являются не иммигрантами в пределах этих частей Восточной Сибири, как обычно трактуют их, а древними их обитателями со времени третичного периода — уцелевшими наиболее холодостойкими остатками смешанной третичной лесной флоры. Поэтому применение к ним, в частности к темнохвойным лесам из ели, кедра, пихты, названия саянско-алтайского комплекса надо понимать лишь в качестве условного термина. Может быть название «байкальско-саянский» было бы более правильным.

Растительность Восточной Сибири в конце плиоцена и в плейстоцене

Рассмотренные нами выше флорогенетические элементы Восточной Сибири и ее флористический состав дают представление о степени ее разнообразия, так как каждый из них имеет свою историю и свои пути развития. Ведущим элементом здесь является свита даурской лиственицы, поэтому наиболее интересным и важным представляется выяснение происхождения этой группы, по поводу генезиса которой в литературе до сих пор были высказывания лишь самого общего характера, приписывающие ей ангарское происхождение. Последнее выражение настолько неопределенно, что если бы даже в принципе согласиться с этой точкой зрения, то необходимо очень и очень уточнять его. Не желая быть голословным, автор решил прибегнуть к свидетельству фактического материала, накоп-

ленного к настоящему времени палеонтологией. Правда, этот материал ни в коем случае нельзя назвать обильным и даже очень точным, однако на основании его можно составить представление об общем ходе развития растительного покрова Восточной Сибири и крайнего северо-востока Азии, начиная с плейстоцена и до настоящего времени. Ниже приведем обзор палеоботанических находок в пределах интересующей нас области.

В плиоценовых отложениях западной Камчатки найдены ископаемые остатки *Sequoia, Taxodium, Alnus, Juglans, Populus, Acer* и др. (Hulten, 1937). Вблизи дельты р. Каримчины Е. Гультеном (l. c.) также в плиоценовых отложениях найдены остатки *Osmunda, Equisetum,* два вида *Picea, Ulmus, Alnus, Tilia* (?) и *Salix* (?).

Упомянем еще о флоре с р. Чамжи на Камчатке в 120—150 км на юг от Усть-Камчатки, рассматриваемой описавшим ее И. В. Палибиным (1934) как верхнеплиоценовая. Здесь найдены *Picea ajanensis* Fisch. fossilis, *Salix Hultenii* Floder. (близкая к *S. caprea* L.), *Lyonia calyculata* Rchb. и *Rhododendron kamtschaticum* Pall. Судя по составу, возраст этой флоры необходимо снизить до конца плейстоцена или даже начала голоцена, так как в конце плиоцена на Камчатке растительность должна быть значительно богаче, как это видно по данным Гультена (1937) и А. П. Васьковского (1954).[1]

Между нижним течением рр. Лены и Яны — на р. Омолое, в 30 км от ее устья 22 VIII 1909 К. А. Воллосович собрал еще совершенно не окаменевшие растительные остатки, обработанные В. Н. Сукачевым (1910). Они оказались принадлежащими *Pinus monticola* D. Don., *Pinus* sp., *Picea Wollosowiczii* Suk. и лиственице, близкой к *L. sibirica* Ldb. Новый вид ели, повидимому, относится к секции *Omorica*, но в составе последней более близок не к нашей дальневосточной аянской ели (*Picea ajanensis* Fisch.), а к североамериканской *Picea Breweriana* S. Wats. и балканской *Picea omorica* Pančic с более плотно прилегающими друг к другу и более округленными верхушками чешуй. Этот вид ели В. Н. Сукачев сравнивал именно с *P. Breweriana,* которая по шишкам близка к секции *Eupicea,* как и *P. omorica* Pančic. *P. monticola* и теперь растет в горах Сиерра-Невада от Калифорнии до Аляски. По мнению В. Н. Сукачева, отложения, в которых найдены указанные остатки, по характеру флоры (разрядка моя, — *В.В.*), должны быть отнесены к доледниковым. Найденные растительные остатки указывают на тесные связи растительности Восточной Сибири с Северной Америкой. Дальнейшими находками эта связь неоднократно подтверждается.

В светло-серых и желтовато-серых рыхлых песках пресноводной толщи так называемой «Мамонтовой горы» на Алдане (ниже устья Амги) В. Н. Зверев (1914) собрал коллекцию хвойных шишек и орехов, определенных А. Н. Криштофовичем (1915) как *Picea Wollosowiczii* Suk. и *Juglans cinerea* fossilis. А. Н. Криштофович ископаемую ель с Алдана считает идентичной с елью с Омолоя. Что же касается *Juglans cinerea* fossilis, то его ископаемые орехи с Алдана А. Н. Криштофович считает вполне сходными с ныне живущими в Северной Америке *J. cinerea* L. В конце третичного периода эта древесная порода была широко распространена по всей Евразии от берегов Тихого океана (Япония) до Западной Европы (северная Италия, Германия) включительно. По А. Н. Криштофовичу,

---

[1] А. П. Васьковский из верхнеплиоценовых отложений западной Камчатки определил метасеквойю и серый орех.

геологическое распространение этого вида ограничено плиоценом и постплиоценом.

Рыхлые песчаные отложения Мамонтовой горы А. Н. Криштофович относит к плейстоцену без дальнейшего уточнения. В этих же отложениях найдены кости мамонта (Elephas sp.). Ю. Н. Попов (1947б) отложения Мамонтовой горы считает относящимися к началу плейстоцена.

Летом 1947 г. на Алдане из тех же мест, где собирал В. Н. Зверев, и из отложений той же Мамонтовой горы М. Н. Караваевым были получены растительные остатки, пока еще находящиеся в обработке. По его данным (1948), эти растительные остатки размещаются там в два слоя. Верхний из них не более 10 см толщины и представляет из себя сильно измененные и спрессованные остатки листьев, хвои и коры, по внешнему виду напоминающие плитки кирпичного чая. Второй слой располагается метров на 5 глубже первого, на глубине около 35 м от поверхности обрыва, и содержит уже крупные части растений, иногда прекрасной сохранности. В нем содержатся куски древесной коры, древесина, а также шишки хвойных и плоды. М. Н. Караваев эти отложения относит к плиоцену. Кроме остатков, из тех же отложений были взяты пробы для пыльцевого анализа. По этим данным в период, соответствующий отложениям Мамонтовой горы, имели широкое распространение сосново-еловые леса с примесью лиственниц, пихты и кедровых сосен, местами с большим участием берез с подлеском из ольхи, лещины и, возможно, можжевельника. Из хвойных там было от 3 до 5 видов *Pinus*. Некоторые из них близки к американским, вроде *Pinus monticola* D. Don. (шишки ее по размерам меньше найденных в долине р. Омолоя), другие напоминают современные американские *Pinus attenuata* Lam. и *P. taeda* L.

Ели представлены видами секции *Omorica*, шишки которых весьма живо напоминают нашу аянскую и американскую *Picea sitchensis* Trautv. et Mey. Там же найдены шишки двух видов лиственицы, принадлежащих к секции *Eurasiaticae*. Один из них близок к ископаемой L. *sf. sibirica* Ldb. с р. Омолоя. Шишки второго вида лиственицы весьма малой величины и с многочисленными изящными семенными чешуями со слегка зубчатыми краями. По мнению В. Н. Сукачева, этот вид является новым. Другие хвойные, вроде нашей обычной сосны, сибирского кедра и пихты, играли второстепенную роль. Из лиственных пород видное место занимали березы секции *Ermani* V. Vassil. и 2 вида *Alnus*. В подлеске в большом количестве встречался *Corylus*, а местами кедровый стланик, можжевельник и вяз. В защищенных от северных ветров долинах и на склонах южной экспозиции находили себе приют дуб, граб, грецкий орех и липа (имеются единичные пыльцевые зерна *Ginkgo*). Повидимому, присутствовал виноград. Берега рек и других водоемов окаймлялись зарослями ольхи и берез с примесью *Pterocarya* и одного вида древовидного злака из бамбуковых (повидимому, *Sasa*).

А. П. Васьковский и И. И. Тучков (1953) в статье под весьма обещающим названием («Решение одной из важных палеогеографических проблем Мамонтовой горы на Алдане») приводят описание разреза Мамонтовой горы, имеющего до 70 м высоты. В рыхлых отложениях И. И. Тучков взял полную колонку осадков, сверху донизу.

На глубине от 0.25 до 7.2 м найдены остатки млекопитающих (Bison cf. priscus Boj., Elephas primigenius Blum., Rhinoceras sp., Rh. antiquitatis Blum., Equus caballus foss. Meyer, Alces alces L., Rangifer tarandus L.). Кости животных из сем. Cervidae, по их мнению, относятся к верхнему плиоцену. Здесь же найдены шишки *Picea obovata* Ldb.

На 20—25 м ниже залегает толща с остатками теплолюбивой флоры: сосны из секций *Strobus* и *Taeda,* ель, близкая к *Picea Wollosowiczii* Suk., *Pinus radiata* Don., *P. monticola* Dougl., *P. attenuata* Lam., пыльца берез, ольхи, дуба, граба, серого американского ореха и птерокарии.

А. П. Васьковский и И. И. Тучков на основании состава флоры относят нижнюю толщу отложений к плиоцену, возражая Ю. Н. Попову (1947б). На этом основании они считают проблему Мамонтовой горы решенной не в пользу сторонников теплого климата плейстоцена в Восточной Сибири. Но если эти находки сопоставить с находками из других районов Восточной Сибири и, в частности, с находками в бассейне Алдана *Trapa Karavajevii* V. Vassil., то станет очевидным, что вопрос не так ясен, как кажется авторам. Плод *Trapa Karavajevii* извлечен с глубины 11 м из толщи первой надпойменной (следовательно, молодой) террасы р. Алдана в 12 км ниже устья р. Аллах-Юня. Высота террасы — 10—12 м над уровнем современной поймы. Плод водяного ореха был расположен в иловатых слоях, подстилающих озерноторфяные отложения, покрытые сверху мощным слоем суглинков. По мнению геологов С. С. и Л. Я. Лапиных, извлекших этот плод, озерноторфяные отложения имеют плейстоценовый возраст, что подтверждается также находками плодов *Ceratophyllum* и осок. За сравнительно молодой возраст отложений говорит также весьма сложная скульптура плода водяного ореха — признак, свойственный современным представителям этого рода и сравнительно молодым ископаемым.

В долине р. Амги (приток Алдана) из обнажений террасы, возвышающейся над современным уровнем реки на 2—3 м, вымываются плоды водяного ореха (присланные нам заведующим Таттинским районным музеем М. Слепцовым), по форме весьма близкие к *Trapa sibirica* Fler.[1] Они настолько хорошей сохранности, что их можно принять за современные. Возраст террасы, на которой было озеро (ныне заросшее) с зарослями водяного ореха, видимо, не старше самого конца плейстоцена или даже начала голоцена. Отсюда видно, что представитель теплолюбивой флоры дожил в Якутии недалеко от знаменитой Мамонтовой горы до современного геологического периода. Поэтому делать по составу флоры заключение о геологическом возрасте отложений, без учета ряда других моментов, рискованно. Проблема Мамонтовой горы еще не решена.

Повидимому, к тому же или несколько более раннему моменту относится ископаемый торф и черно-серого цвета ил, взятые из шурфа на глубине 57 м в бассейне р. Аллах-Юня (правый приток Алдана). В этих отложениях пыльцевой анализ обнаружил пыльцу сибирского кедра (79%), ели (6%), сосны обыкновенной (6%), лиственицы (3%) и остатки древесины пихты. Из лиственных пород отмечены ольха, вяз, скорее всего *Ulmus pumila* L. (по Караваеву, 1948).

Пыльцевой анализ образцов грунта с глубины 27—30 м из центральной части Лено-Алданского плато у районного центра Чурапча (Якутская станция мерзлотоведения Академии Наук СССР), выполненный И. М. Покровской (Караваев, 1948), дает следующую картину. Образцы содержат пыльцу кедровой сосны (78%), ели (18%), а также примесь березы, ольхи и пихты. Местами много травянистых (папоротников) и сфагновых мхов. Все эти данные, почерпнутые мною из работы М. Н. Караваева, обладают одним общим чрезвычайно важным недостатком: они не увязаны друг с другом стратиграфически, поэтому нет возможности судить об их относительном возрасте и сравнивать с находками

[1] Описание этого вида опубликовано в сборнике, посвященном памяти А. Н. Криштофовича (1957).

ископаемых из других мест Восточной Сибири и Дальнего Востока, но несомненно, что все они относятся к плейстоцену, может быть за исключением находок из нижних горизонтов Мамонтовой горы.

Летом 1948 г. в нижнем (втором) горизонте, несущем растительные остатки Мамонтовой горы, снова найдены и переданы М. Н. Караваеву шишки различных хвойных, плоды *Juglans cinerea* L. и др., пока еще окончательно не обработанные. Эти находки мне удалось видеть и принять некоторое участие в их определении. Шишки хвойных принадлежат следующим родам: *Sequoia*, несколько видов кедровых сосен, *Picea*, близкая к *P. sitchensis* Trautv. et Mey. и *P. microsperma* Lindl., *Larix cf. sibirica* Ldb., но с более мелкими шишками, очевидно идентичная с *L. viligensis* Vasjk.

Интереснейшие растительные остатки из Мамонтовой горы, находки которых могут пролить свет на историю растительного покрова Восточной Сибири и Дальнего Востока, требуют определения возраста путем увязки данных их залегания с геоморфологией и стратиграфией района с учетом событий плейстоцена. До тех пор пока это не осуществлено, мы можем делать только более или менее вероятные догадки, но их плейстоценовый или верхнеплиоценовый возраст не вызывает сомнения.

Учитывая наличие ряда сходных видов с Омолоя, верховьев Индигирки и Колымы, можно предполагать, что горизонты залегания всех этих ископаемых относятся примерно к близким этапам геологической истории.

Большее видовое богатство алданских находок, особенно наличие таких пород, как *Pterocarya, Juglans, Sasa, Quercus, Tilia, Corylus*, *Sequoia*, объясняется, по всей вероятности, несколько более южным положением Мамонтовой горы по сравнению с верховьями Индигирки и Колымы, а также иными топографическими факторами, обеспечивающими более благоприятные условия для произрастания растительности, — более низким гипсометрическим уровнем бассейна Алдана по сравнению с северо-восточной Сибирью. Но, возможно, что эти находки относятся к верхам плиоцена или низам плейстоцена.

В обнажениях четвертичных отложений по р. Майн (правый южный приток Анадыря) у Мамонтова обрыва в 1932 г. Л. Н. Тюлиной были собраны образцы для пыльцевого анализа. На глубине около 21—22 м был найден бивень мамонта. Пыльцевой анализ дал следующие результаты. От поверхности отложений до глубины 18 м обнаружена пыльца *Betula* sp., *Alnus* sp., *Pinus pumila, Salix* и *Abies*. Пыльца *Larix* констатирована лишь на глубине 10.1 м и от 0 до 22 см. М. И. Нейштадт и Л. Н. Тюлина (1936) подвергают сомнению принадлежность пыльцы какому-либо виду *Abies*, так как здесь скорее возможна *Picea ajanensis*, а не *Abies*. Если же сопоставить наличие *Picea anadyrensis* Krysht. в бассейне Анадыря к северо-востоку от майнского нахождения, то, не опасаясь сильно ошибиться, можно предположить, что эти ели идентичны или весьма близки друг к другу. За принадлежность пихтоподобной пыльцы ели, близкой к аянской или анадырской, говорит также наличие в нижних слоях отложений древесины ели.

Это тем более вероятно, что даже еще в голоценовых отложениях бассейна р. Пенжины, расположенном непосредственно к югу от бассейна р. Майн, В. Б. Сочава (1933) нашел остатки *Picea ajanensis* Fisch., ареал которой в настоящее время расположен на несколько градусов южнее (около 4°).

В 1943 г. геологом А. А. Волосатовым в отложениях древней террасы р. Селеннях (левый приток Индигирки, 67°50′ с. ш. и 141°30′ в. д.) была

найдена шишка ели, относимая А. С. Пересветовым (1947) к новому виду — *P. indigirensis* Peresv. Новая ель сильно заостренными верхними краями чешуй резко отличается от елей, ранее описанных с северо-востока Азии (*P. Wollosowiczii* Suk. и *P. anadyrensis* Kryshtf.), а также от ныне живущих на Дальнем Востоке и в Сибири *P. ajanensis* Fisch. и *P. obovata* Ldb. Автор не указывает ее ближайшего родства, которое, может быть, необходимо искать в североамериканской флоре. По всей вероятности, она относится к секции *Omorica*.

В четвертичных отложениях 25—30-метровых террас бассейна рр. Берелёха (верховья Колымы) и Эльги (левого притока Индигирки) найдены липа, орешник, ель, сосна, гречишные, злаки, ворсянковые, береза, ива, ольха, лиственица, кедровый стланик, споры сфагнума (Попов, 1947а). Липа, орешник, ель расположены в самых нижних слоях четвертичных отложений на цоколе из мезозойских пород (третичные отложения, вероятно, были размыты). Первые две породы определены по пыльце, возможно, переотложенной из размытых третичных отложений. Выше расположены слои с пыльцой гречишных, злаков, ворсянковых, березы, ольхи, ивы. С самыми верхними слоями ассоциируются: лиственица, кедровый стланик и сфагновые мхи. Древесина хвойных и шишки *Picea Wollosowiczii* Suk. найдены, кроме того, на древних 150-метровых террасах рр. Тарын, Юрка и Худжах (бассейн Индигирки), что доказывает, что климат во время формирования этих террас был не холоднее периода формирования 25—30-метровой террасы, в которой найдены перечисленные ранее остатки растений. Одновременно с приведенными выше представителями флоры существовала очень богатая и разнообразная смешанная фауна из южных и полярных форм: сайга, бизон, дикая лошадь, благородный олень, мамонт, шерстистый носорог, песец, лемминг, северный олень (Попов, l. с.).

Ю. Н. Попов последовательность событий четвертичной истории в северо-восточной Сибири рисует следующим образом. Первый период — резкий размыв коренных пород, возможный смыв всех третичных отложений знаменует собой какой-то влажный и теплый период (липа, орешник), с обилием текучих вод. Об этом же говорит необычайная ширина всех долин, явно унаследованных современными маловодными водотоками. Предыдущий период сменяется периодом начавшейся аккумуляции речных наносов. Климат становится более сухим, развивается сухолюбивая флора (гречишные, ворсянковые). Третий период — в верхних слоях аккумуляция речных наносов увеличивается. Появляется вечная мерзлота, в которой сохранились части плейстоценовых животных с мясом, шкурой и шерстью.

На глубине 4—5 м от поверхности появляется пыльца лиственицы (очевидно, *Larix dahurica* Turcz.) и стланика (*Pinus pumila* Rgl.), что указывает на сильное похолодание. Отсюда видно, что Ю. Н. Попов начало плейстоцена рисует как период с относительно теплым и влажным климатом, когда там были распространены мезофильная флора и относительно теплолюбивая фауна (шерстистые носороги, мамонты, благородный олень), существовавшие и в последующие периоды плейстоцена (кроме, может быть, благородного оленя).

Наличие степной фауны, конечно, необходимо связывать с появлением степных ландшафтов, что могло быть только тогда, когда климат получил некоторые черты ксерофилизма. На основании исследований Н. В. Думитрашко и Л. Г. Каманина (1946) в Забайкалье и в Прибайкалье известно, что степная флора в этих областях по террасам и южным склонам

имелась в конце плиоцена. Поэтому нет ничего удивительного, что в плейстоцене она могла появиться и в северо-восточной Сибири, совместно с комплексом степной фауны (антилопа-сайга, бизон, лошадь). Степные биоценозы в северо-восточной Сибири, очевидно, были приурочены, как и в настоящий период, к южным экспозициям и речным террасам.

Вдоль речных долин степная флора могла высоко, особенно по южным экспозициям, проникать в горы, до стыка с высокогорным поясом и образовывать смешанные группировки, как это и сейчас имеет место в горах Саяна и Алтая.

Лесная флора и фауна (например, благородный олень) развивалась по долинам рек и горным склонам. Пойменные леса в плейстоцене, кроме хвойных пород, имели в своем составе лиственные, а местами даже рощи лиственных пород (*Chosenia, Populus*). Возможно, что там были и некоторые широколиственные породы (*Tilia, Corylus* и др.). По горным склонам преобладали хвойные, преимущественно темнохвойные породы, с примесью сибирской лиственицы (судя по находкам на Омолое и Алдане).

Вершины горных хребтов были покрыты ледниками, сползавшими по долинам до подножия гор. В большинстве случаев между краем леса и краем ледников оставалось открытое пространство с травяными и кустарниковыми ценозами.[1] Среди этих открытых ценозов могли быть отдельные деревья (например, береза). Когда количество зимних осадков сильно уменьшилось, на этих открытых местах могла появиться впервые (в северо-восточной Сибири) вечная мерзлота. На открытых тундровых пространствах между лесом и ледниковым покровом ютилась арктическая фауна: северный олень, лемминг, песец, овцебык. Только при наличии подобных ландшафтов можно объяснить существование такой разнообразной фауны, какая выявлена в последнее время в бассейнах рр. Индигирки и Колымы, а еще ранее в бассейне р. Яны (Черский, 1891).

Увеличение суровости и континентальности климата сопровождалось усилением роли степных и тундровых биоценозов и увеличением площади вечной мерзлоты. Нарастание континентальности климата вызвало не прекращающуюся до сих пор смену растительных ландшафтов, выразившуюся в вымирании темнохвойных лесов и лесов сибирской лиственицы, замене их насаждениями даурской лиственицы, что в конце концов привело к современному положению.

Сведения, сообщенные Ю. Н. Поповым (1947а), дополняются и уточняются рядом новых фактических данных, относящихся к бассейнам рр. Индигирки и Колымы.

А. П. Васьковский и А. П. Окладников (1948), описавшие кусок дерева из древней 100—110-метровой[2] террасы р. Сусуман (бассейн Колымы), обработанный человеком,[3] относят соответствующие отложения к «межледниковому» периоду. Толща слагающих эту террасу рыхлых отложений, скованных вечной мерзлотой, имеет мощность около 10 м и покоится на цоколе, сложенном плотными юрскими песчаниками и сланцами. Анализ пыльцы из этих отложений, проделанный С. Л. Хайкиной (1948), дал

[1] В тех случаях, когда долинные ледниковые языки спускались далеко вниз, леса могли непосредственно подходить к краю ледников, как это наблюдается сейчас в северо-западной Америке и других местах (например, в Новой Зеландии).

[2] По вычислению А. П. Васьковского (по его личному мне сообщению) 100—110-метровая терраса р. Сусуман соответствует 150—160-метровой террасе Колымы у Среднякана.

[3] По И. Г. Пидопличко (1950), этот кусок дерева обработан бобром.

следующие результаты. Из низов рыхлых отложений, слагающих террасу, анализ дает значительное (до 30% от общего) количество пыльцы *Picea*. На глубине около 5 м пыльца *Picea* дает максимум (около 48%), после чего кривая быстро идет на убыль и на высоте 4 м совершенно исчезает.

Значительную роль в сложении лесов того периода играют представители рода *Pinus*. В самых низах пыльца их дает до 25%. На глубине около 7.5 м (как раз на этой глубине найден обработанный бобром кусок тополя) процент пыльцы их равен 40, достигая максимума, как и *Picea*, на глубине около 5 м. После этого количество пыльцы *Pinus* с небольшими колебаниями постепенно идет на убыль, исчезая значительно позже *Picea* на глубине около 1 м от поверхности. На прилагаемой в цитируемой работе пыльцевой диаграмме видно, что в самых низах отложений около 25% составляла пыльца *Pinus pumila*, но затем количество ее быстро падает и на глубине 7.4 м составляет не более 1—2%, но, начиная с 4.5 м и до настоящего момента, неуклонно возрастает, достигнув более 80%.

Пыльца *Larix*, повидимому *L. Cajanderi* Mayr, появляется совсем поздно — на высоте около 1.5 м от поверхности, но, возможно, что это объясняется плохой сохранностью пыльцы лиственицы, тем более (как нам известно лично от А. П. Васьковского), что в этих же толщах с бо́льших глубин собраны шишки *Larix cf. dahurica* Turcz. и *L. cf. sibirica* Ldb. От низов отложений до 6.8 м в небольшом количестве (2—2.5%) обнаружена пыльца *Corylus*. Начиная с 7.5 м, появляется пыльца *Alnus*, сначала в количестве до 10%, потом до 15%, но на глубине 4.3 м количество ее резко падает (до 6 и 5%). С глубины 7 м в небольшом количестве (0—4%) появляется пыльца *Salix*. С самых низов отложений встречается пыльца *Betula*, достигающая максимума (27%) на глубине около 1.8 м. Также с самых низов и до глубины 4 м в небольших количествах встречается пыльца *Populus* (вероятно, *P. cf. suaveolens* Fisch.), достигающая максимума на глубине 4 м и внезапно исчезающая. На глубине 7.5 м отмечена пыльца *Quercus*. Отсюда видно, что в период, соответствующий отложению низов 100—110-метровой террасы, климатические условия были значительно более благоприятными по сравнению с современными. А. П. Васьковским и некоторыми другими геологами был собран интересный палеоботанический материал из северо-восточной Сибири, частично обработанный А. П. Васьковским зимой 1949 г. Обработке подверглись находки из трех местонахождений: 1) верховьев р. Берелёх, 2) бассейна р. Вилига, впадающей в зал. Шелехова Охотского моря, и 3) Верхне-Нерской впадины.[1]

Первая группа находок взята из правой террасы р. Сусуман (приток Берелёха), откуда выше были приведены данные пыльцевого анализа, с высотой бровки 110 м над уровнем реки с глубины 7.8 м. Здесь был найден осколок зрелой раскрытой шишки (около ⅔ ее длины) с сохранившимися семенами целыми семенными и кроющими чешуйками. Форма и размеры шишки, и семенных и кроющих чешуй совершенно соответствуют шишкам *Picea canadensis* B. S. P. и отличаются от шишек всех других елей. Как известно, в настоящее время *P. canadensis* B. S. P. произрастает лишь в Северной Америке к северу от 45° с. ш. Она широко распространена в бассейне Юкона и образует границу на арктическом побережье Аляски, не доходя до Ледовитого океана всего 35—40 км. Имеется также по берегу Берингова моря между зал. Нортон и Ноатак и ближе всех

[1] Привожу некоторые данные с любезного разрешения А. П. Васьковского.

других американских пород подходит к границам СССР. Второй находкой из этого же местонахождения является шишка лиственицы, относящейся к ряду *Dahuriciformes* и ближе всего стоящей к *L. dahurica* Turcz. Автор называет ее *L. cf. dahurica* Turcz. Более точному определению препятствует недостаточная сохранность чешуй.

Следующая находка сделана геологом Дальстроя Судаковым на древней террасе Берелёха между устьями его притоков Куранах и Сосед. Уровень террасы примерно соответствует террасе р. Сусуман или немного ниже ее. Эта находка представлена крупной зрелой раскрытой шишкой с сохранившимися семенами. А. П. Васьковский определяет ее как *Picea anadyrensis* Kryscht. От *P. Wollosowiczii* шишка *P. anadyrensis*, по А. П. Васьковскому, отличается меньшими размерами, формой крылышка семени. Таким образом, *P. anadyrensis* при изучении лучше сохранившегося материала обнаруживает четкие отличия от *P. Wollosowiczii*, а вместе с тем и от *Picea Breweriana*, с которой она сходна по размерам и форме семенных чешуй. Наибольшее сходство *P. anadyrensis*, по исследованию А. П. Васьковского, имеет с *P. fennica* Rgl. Поэтому весьма вероятно, что она принадлежит к секции *Eupicea*, а не *Omorica* или представляет одну из переходных форм.

На 60-метровой террасе (ручей Древний — бассейн Берелёха) на глубине 18 м найдены две зрелые шишки ели с мягкими чешуями, по форме идентичными чешуям *Picea ajanensis* Fisch., но отличающимися от них необычайной тонкостью (как тонкая писчая бумага), в то время как у *P. ajanensis* прицветные чешуи очень грубые и толстые. В том же месте найдены другие шишки *Picea*, не определенные до вида.

В правом борту ручья Тоб (бассейн Вилиги) в 3 км от устья, в аккумулятивной 30-метровой террасе, в прослое торфа среди рыхлых отложений террасы, примерно на половине ее высоты, геологом И. И. Тучковым найдена маленькая яйцевидная вполне зрелая шишка лиственицы, описанная А. П. Васьковским как новый вид — *Larix viligensis* Vasjk. По форме шишки, прижатости семенных чушей, форме семенных и кроющих чешуй и слабости центрального нерва последних автор сближает новый вид с *Larix sibirica* Ldb., но значительно меньшая величина шишки не дает возможности идентифицировать эту находку с сибирской лиственицей. А. П. Васьковский напоминает, что шишка лиственицы с Омолоя, по В. Н. Сукачеву, также отличается меньшими размерами от *L. sibirica*. Поэтому не исключена возможность, что шишки лиственицы с Омолоя и Вилиги принадлежат одному и тому же виду.

Там же найдена шишка ели, определенная А. П. Васьковским как *Picea cf. Engelmannii* Eng. Это определение, насколько мне пришлось убедиться при сравнении материала, не вызывает никаких сомнений.

В Верхне-Нерской впадине на ручье Хмуром и на речной косе р. Нижний Джелкан А. И. Поповым были найдены шишки ели, не определимые до вида.

Возраст сусуманской 110-метровой террасы, соответствующей, по данным инструментальной съемки А. П. Васьковского, 150—160-метровым террасам среднекано-бохапчинского отрезка Колымы, расположенного ниже знаменитых колымских порогов, определяется им как несомненно плейстоценовый.

Отсюда, естественно, вытекает очень важный вывод, к которому еще в 90-х годах прошлого столетия пришел на основании изучения крупных ископаемых млекопитающих И. Д. Черский. Вывод этот следующий: хвойные: *Larix cf. sibirica* с Омолоя, *L. cf. dahurica*, *L. viligensis* с р. Ви-

лиги, *Picea canadensis, P. cf. Engelmannii, P. praeajanensis, P. anadyrensis*, существование которых считалось невозможным во время четвертичного оледенения, на самом деле пережили его, что указывает на то, что климат «сусуманского» (как его называет А. П. Васьковский) времени был теплее современного. Это подтверждается также наличием в тот период крупных млекопитающих (шерстистый носорог, мамонт, благородный олень, лошадь и пр.).

Алданские находки В. Н. Зверева в Мамонтовой горе, определенные А. Н. Криштофовичем (*Juglans cinerea* L., *Picea cf. Wollosowiczii* Suk.), А. П. Васьковский считает нижнечетвертичными; к этому же времени он относит *Picea cf. Wollosowiczii* Suk., с мамонтовой фауной и древесиной *Corylus* и *Betula*, найденные В. Саксом (1947) в отложениях 40-метровой террасы р. Седедемы (бассейн Колымы) и определенные А. В. Ярмоленко.

Таким образом, в бассейне Колымы, Индигирки и Анадыря «американские хвойные», а также *Picea anadyrensis* и *P. ajanensis* произрастали еще в средине плейстоцена.

Кроме древесных пород, приведенный пыльцевой анализ дает указание на наличие в тех же отложениях вересковых, травянистых, а также различных споровых растений.

Эти данные интересно сопоставить с результатами пыльцевого анализа из мерзлых слоев четвертичных отложений на ручье Струйка в бассейне р. Индигирки. В мае 1946 г. в устье ручья в системе р. Эльги был пробит шурф, в котором на глубине 8.2 м были найдены кости Elephas primigenius Blum. и части ног Bison priscus Boj., покрытые кожей и шерстью. Ю. Н. Поповым там же взяты по всему разрезу шурфа пробы на пыльцевой анализ, проделанный С. Л. Хайкиной (1948). Результаты получились следующие. Наибольшее количество пыльцы древесных пород приходится на верхнюю часть разреза (от 0.5 до 4 м), после чего она быстро падает, сменяясь пыльцой *Salix*, вересковых и травянистых растений. Преобладание пыльцы указанных групп растений наблюдается до низов шурфа, т. е. до 8.5 м. Из древесных пород верхней части отложений можно назвать *Pinus pumila, Larix, Betula, Alnus*. В средней части шурфа (на глубине 5—6 м) имеется единичная пыльца *Picea, Pinus silvestris, Corylus*, а в основании — пыльца *Tilia*.

Разрезы из бассейнов Колымы и Индигирки являются, повидимому, синхронными, что видно из полной идентичности родов растений верхних частей обоих разрезов. Более отличаются друг от друга нижние половины разрезов. В бассейне Колымы преобладает лесная растительность, а в бассейне Индигирки, наоборот, господствуют открытые, возможно степные, пространства с большим участием представителей *Dipsacaceae, Caryophyllaceae, Umbelliferae, Polygonaceae*. Злаковых и осоковых мало. Имеется большое количество спор *Lycopodiaceae*. Так как трудно представить формацию, совмещающую степняки, подобные *Dipsacaceae* с *Lycopodiaceae*, то естественным выходом является предположение о формационной сложности растительного покрова в эпоху, соответствующую отложениям нижней половины толщ 110-метровой террасы. Наличие лесной растительности по речным поймам, тенистым склонам гор и распадкам и, наоборот, луговой и степной растительности по взлобкам гор, южным экспозициям, речным террасам, обращенным на юг, — такова примерная картина распределения растительных ландшафтов этого периода.

Местами роль лесного покрова была большей, как, например, в бассейне Колымы, местами меньшей (в бассейне Индигирки), но общая картина, повидимому, была одинаковой. Мягкий климат плейстоцена благо-

приятствовал произрастанию таких древесных пород, как *Picea*, *Pinus*, *Tilia*, *Corylus*, *Quercus*, но в то же время наличие группировок степной растительности указывает на умеренное количество летних осадков. Сохранение остатков частей и даже целых ископаемых трупов плейстоценовых млекопитающих указывает в то же время на наличие вечной мерзлоты и болот. Последнее обстоятельство свидетельствует о малом количестве зимних осадков и маломощном снеговом покрове, что вполне согласуется с нашим представлением о климатических условиях конца плейстоцена.

Но вместе с этим тепловой режим, очевидно, был более благоприятным, чем в настоящее время и в последующий период плейстоцена, когда исчезли такие породы, как *Quercus*, *Picea*, *Pinus cf. silvestris* и другие хвойные, кроме *Larix dahurica* и *Pinus pumila*, которые, наоборот, заняли господствующее положение.

В мерзлых слоях плейстоцена бассейна Индигирки найдены (Попов, 1947б) Bison priscus Boj., Equus caballus fossilis Cuv., Elephas sp. (primigenius ?), мелкие грызуны, шерстистый носорог. Трупы и части трупов млекопитающих могли оказаться замороженными и сохраниться до нашего времени только при следующих условиях: 1) наличии вечной мерзлоты и 2) топких болот и заболачивающихся водоемов.

Особый интерес представляет то обстоятельство, что остатки елей, сосен и других относительно теплолюбивых хвойных пород найдены в отложениях всех террас, начиная от самых древних 150- и 100—110-метровых до одной из наиболее молодых — 25—30-метровой террасы. 150- и 100—110-метровые террасы с рыхлыми отложениями мощностью до 100 м, расположенные на цоколе из мезозойских пород, должны быть отнесены (Васьковский, 1948) к нижнему плейстоцену; 60-метровая терраса ручья Древнего (шишки ели) относится к среднему плейстоцену, 40-метровая терраса р. Седедемы с древесиной *Corylus*, *Betula* и шишками ели Воллосовича А. П. Васьковским относится к позднему плейстоцену. Тем более к верхам плейстоцена надо отнести 25—30-метровую террасу бассейна рр. Берелёха и Эльги с пыльцой *Corylus*, *Tilia* и шишками ели. В отложениях первой надпойменной террасы р. Алдана с глубины 11 м извлечен плод водяного ореха и плоды роголистника (*Ceratophyllum*). Если согласиться с А. П. Васьковским, что 40-метровая терраса имеет позднеплейстоценовый возраст, то 10—12-метровая терраса, в основании которой найдены названные выше плоды, должна относиться к раннему голоцену. Здесь обращают внимание два момента: 1) пыльца широколиственных пород обнаружена в позднеплейстоценовых отложениях; 2) остатки кедрового стланика и даурской лиственицы приурочены к верхним горизонтам всех террас. Отсутствие пыльцы и макрофоссилий широколиственных пород в отложениях древних террас представляется загадочным. Повидимому, это результат малой изученности края, и при последующих исследованиях существующие пробелы будут заполнены.

Наличие серии разновозрастных террас указывает на неоднократные фазы эпейрогенического поднятия, омоложения эрозионного цикла и врезания в рельеф речных долин. Увеличение абсолютных высот и без того высоких приводило к ухудшению климатических условий.

В связи с постепенным нарастанием континентальности климата на севере Евразии эпейрогенические поднятия в Восточной Сибири еще более подчеркивали эту особенность. Нарастание похолодания к концу плейстоцена документируется наличием в верхних горизонтах террас всех уровней остатков современных холодостойких пород — *Pinus pumila* Rgl., *Larix dahurica* Turcz., тогда как в нижних горизонтах преобладают остатки

относительно теплолюбивых видов растений. После каждой фазы эпейрогенеза относительно теплолюбивая флора смещалась на нижние ступени рельефа, пока, наконец, климатические изменения не заставили ее опуститься на нижнюю ступень — на 10—12-метровую террасу, после чего, возможно, некоторое время эта флора существовала в поймах рек, как и в настоящее время кое-где в центральной Якутии (в бассейнах рр. Маи, Тимптона и некоторых других притоков Алдана, а также верхней Зеи и Вилюя).

Вечная мерзлота, столь характерная для Восточной Сибири, повидимому, предшествовала каждому шагу и являлась непосредственной причиной отступления данной флоры.

Разгадать какие-нибудь ландшафты прошлого лучше всего по аналогии с современными. А. П. Васьковский и А. П. Окладников (1948) считают, что растительность и климатические условия верховьев Колымы во второй половине плейстоцена были подобны современной растительности и климату низовья Амура.

Это сопоставление основано на сходстве не столько климатов, сколько флоры. Но подобное сравнение неполно и односторонне. Необходимо найти такую область, которая является сходной не только в отношении некоторых представителей растительного покрова, но и в климатическом отношении, что в конечном счете определяет и большее сходство растительности.

Такой областью, по нашему мнению, является северная часть восточного Забайкалья, где в настоящий момент имеются ель, сосна, по горным склонам лиственица, а по р. Аргуни встречаются единичные экземпляры и небольшие группы дуба и некоторых других лиственных пород. В то же время здесь распространена островная вечная мерзлота, а по сухим речным долинам и южным склонам — степная растительность. Эта область, по нашему мнению, наиболее полно воспроизводит обстановку второй половины плейстоцена северо-восточной Сибири.

100—110-метровая терраса в тот период, по всей вероятности, была надпойменной, по бровке которой на песчаных почвах, как и в настоящее время в бассейне р. Алдана на такой же террасе, росли сосновые леса. Далее от края террасы на глинистых почвах произрастали лиственичные леса с травяно-кустарничковым покровом и с顺 вересковыми.

Вблизи внешнего края эта терраса и особенно пойменная были более или менее заболочены и имели там небольшие зарастающие водоемы Болота и водоемы служили лучшими коллекторами всякого рода ископаемых. Сохранение до нашего времени остатков трупов млекопитающих доказывает наличие тогда вечной мерзлоты почвы. Но распространение ее в то время не было повсеместным, иначе не могли бы произрастать такие породы, как *Tilia, Quercus, Corylus, Picea, Pinus*. Да и *Larix cf. sibirica* L. не выносит вечной мерзлоты с верхней границей вблизи поверхности. Вечная мерзлота тогда, как и теперь, по всей вероятности была приурочена лишь к некоторым элементам рельефа: периферии террас, плоским водоразделам и очень пологим склонам, особенно северным.

На покатых и крутых склонах, особенно по южным экспозициям, продолжали произрастать широколиственные, темнохвойные и смешанные леса, как в настоящее время по горам Малого Хингана, где чистые лиственичники долин с вечной мерзлотой сменяются на почвах, где вечная мерзлота не обнаруживается, высококачественными разнообразного видового состава лесами горных склонов и увалов.

Вполне возможно, что климатические условия в бассейнах Колымы и Индигирки были неодинаковы: колымский бассейн отличался, повидимому, большей влажностью климата, нежели индигирский.

Во второй половине плейстоцена произошло эпейрогеническое поднятие и началась усиленная глубинная эрозия речных долин. Приостановка глубинной эрозии и смена ее горизонтальной произошли примерно на уровне 30—35-метровой террасы. Плейстоцен закончился новым эпейрогеническим поднятием и новой фазой глубинной эрозии до уровня 5-, 6-, 10-метровой террасы. Общее поднятие области привело к усилению отрицательных черт климата северо-восточной Сибири, окончательному вымиранию относительно теплолюбивых элементов и к широкому повсеместному распространению вечной мерзлоты и холодостойких элементов современной флоры: даурской лиственицы, лиственицы Каяндера, березы Миддендорфа, березы тощей и пр.

Развитая выше точка зрения вполне согласуется со взглядами И. Д. Черского (1891),[1] сложившимися у него в результате обстоятельного изучения ископаемых остатков плейстоценовых животных (антилопы-сайги, тигра, благородного оленя, дикой лошади, мамонта, бизона, овцебыка, северного оленя, лемминга, песца, шерстистого носорога), собранных в бассейне р. Яны и на островах Новосибирского архипелага. Анализируя смешанный состав плейстоценовой фауны северо-востока Сибири, И. Д. Черский доминирующее значение придал наличию южных форм и отсюда пришел к совершенно правильным выводам: 1) к отрицанию сплошного оледенения Восточной Сибири и 2) к утверждению, что в ледниковый период климат в этой области отличался весьма медленно и плавно нарастающим охлаждением. Исходным моментом этой эволюции климатических условий И. Д. Черский считал «субтропический»[2] климат конца третичного времени, «лелеявший» древних слонов и носорогов, а заключительной фазой — резко континентальный сухой и холодный современный климат. Он пишет (стр. 652), что «окончательное ухудшение климата и оскудение жизни на севере Сибири падают... на послеледниковый период..., т. е. на время, последовавшее за вторым оледенением». И далее (на стр. 653): «Сибирь является, по моему мнению, страною, в которой процесс общего охлаждения северного полушария и ухудшения условий растительной и животной жизни в послетретичный период совершался самым правильным и постепенным образом, без видимых (резких,— *В. В.*) колебаний и пертурбаций...».

Совершенно иной точки зрения на ход истории Восточной Сибири придерживается большинство наших современных исследователей, в том числе И. П. Герасимов и К. К. Марков (1939). Они хотя и не признают ее сплошного оледенения, как это делает в своих прежних работах В. А. Обручев (1930), считая, что оно там носило горный и предгорный характер, но все же стоят на обычной точке зрения в отношении господствовавших тогда климатических условий. По мнению этих авторов, в Восточной Сибири происходило интенсивное развитие мерзлоты, ксерофитизация флоры и засоление грунтов; зимний антициклон и черты конти-

[1] Близкие к этому соображения были высказаны А. Н. Криштофовичем (1915).

[2] В свете современных данных, конечно, не приходится говорить о субтропическом климате Восточной Сибири не только конца плиоцена, но и всего неогена, так как слоны и носороги на нашем севере не что иное, как мамонты и шерстистые носороги — типичные представители северной фауны конца плиоцена—плейстоцена. Но тем не менее основная мысль И. Д. Черского о более благоприятных климатических условиях в плейстоцене по сравнению с современными безусловно правильна.

нентальности климата были выражены еще резче современных. Они утверждают, что в непокрытых льдом межгорных понижениях Восточной Сибири преемственно (с третичного времени) развиваются лесная и тундровая флора и фауна, носящая отпечаток холодного климата и известной ксерофитизации.

Эта точка зрения, как видно из всего предыдущего, противоречит фактическому материалу. Лишь в межледниковые эпохи, по их мнению, общая географическая обстановка была сходна с современной, отличаясь от нее более мягкими, менее континентальными условиями климата на севере.

Если бы дело обстояло так, как рисуют И. П. Герасимов и К. К. Марков, то ни на Анадыре, ни на Омолое, ни на Алдане и других местах не могли бы в то время произрастать темнохвойные породы. Да к тому же, какие причины могли вызвать смягчение климата в «межледниковые» эпохи и создавать там менее континентальные условия? Как известно, одним из признаков континентальности климата является малое количество осадков. Если бы климат периода оледенения был более континентальным, нежели климат межледниковья, то он должен был характеризоваться меньшим количеством осадков, что противоречит здравому смыслу. Ледниковые эпохи, конечно, должны были быть эпохами более плювиальными по сравнению с межледниковыми.

Вторым непременным условием для накопления льдов является температура преимущественно теплого времени года, сказывающаяся на балансе накопления твердых осадков. В этом случае не столь важны абсолютные показатели, как соотношение между этими двумя величинами. Но при этом никогда нельзя упускать из виду степени облачности, особенно летнего периода, представляющей важный коэффициент при учете взаимоотношения между двумя основными факторами.

Межледниковый период, если бы он существовал, должен был бы отличаться меньшей облачностью, иначе говоря большим количеством солнечного сияния, меньшим количеством выпадающих осадков, большими амплитудами годовых и суточных температур. Иначе говоря, большей континентальностью и суровостью должен отличаться именно межледниковый период. Только при сочетании подобных условий будет исключена возможность накопления ледников.

Где до настоящего времени сохранились ледники? В тех областях, где выпадает большее количество осадков. Сюда относятся: западное побережье Северной Америки к югу от Аляски (60—56° с. ш.), находящееся под влиянием теплого течения Куросиво; о-ва Шпицбергена, Земли Франца Иосифа, Новой Земли, Северной Земли, также находящиеся под воздействием влажных и относительно теплых атлантических воздушных масс; Гренландия и Антарктика, окруженные огромными водными пространствами; вершины горных сооружений, получающих, как известно, большее количество осадков, нежели их подножия и нижние склоны. Сочетание значительного количества твердых осадков с определенными температурами приводит то к положительному, то к отрицательному балансу накопления снегов. Таким образом, ледниковые периоды должны отличаться бо́льшим количеством выпадающих осадков, следовательно, более мягким климатом и меньшими температурными амплитудами, чем современный.

А. А. Григорьев (1946) и В. Н. Сакс (1947), так же как И. П. Герасимов и К. К. Марков, считают климат плейстоцена суровым и континентальным. Этим ими обосновывается положение об отсутствии сплошного оледенения в Восточной Сибири. В. Н. Сакс пишет, что ложбина низкого давления, по которой на восток вдоль наших северных окраин движутся

атлантические воздушные массы, приносящие в Восточную Сибирь главное количество осадков, существовала, очевидно, и в плейстоцене. Но, как и теперь, она не достигала северо-восточной Сибири и не могла содействовать образованию там ледников. Но так как существование последних — несомненный факт, то для объяснения его В. Н. Сакс ссылается на тихоокеанские муссоны, которые летом (разрядка наша, — *В. В.*) приносили туда осадки, выпадавшие в горах в твердом виде, что и привело к образованию ледников.

Последнее мало вероятно. Правда, в настоящее время самые крупные ледниковые группы в северо-восточной Сибири расположены в ее восточной половине, что указывает на несомненную причинную связь между этими ледниками и тихоокеанскими воздушными массами. Но, по всей вероятности, выпадение осадков за счет последних происходит зимой в периоды ослабления антициклона и из верхних слоев воздушных масс, притекающих в область антициклонов со стороны Тихого океана. Такой же точки зрения придерживается и Б. П. Колесников (1946), считающий, что в плейстоцене обращенные к океану части Дальнего Востока имели климат столь же океанический (если не более), как и ныне, но «зато к западу от периферических хребтов, особенно на равнинах, климат был резко континентальным и как зимой, так и летом суровее и суше, чем теперь» (стр. 348).

Построения указанных авторов базируются на современной конфигурации береговой линии как северных, так и восточных наших окраин. На самом же деле известно, что окраинные моря советской Арктики имеют возраст, не превышающий второй половины плейстоцена. В значительной степени это положение относится и к восточным окраинным морям: Берингову, Охотскому и Японскому. Иная конфигурация береговой линии Евразии в плейстоцене не могла не оказать влияния на циркуляцию воздушных масс. Поэтому рассуждения А. А. Григорьева и других авторов требуют серьезной корректуры.

Подводя итоги всем к настоящему времени известным данным об оледенении Восточной Сибири, можно прийти к выводу, что в пределах ее в плейстоцене происходил весьма интенсивный процесс оледенения. Еще в настоящее время имеются значительные остатки некогда грандиозных ледников в различных горных сооружениях северо-восточной Сибири (Тычинский, 1945; Попов, 1947а; Швецов, 1947). Тепло-умеренный и влажный климат третичного периода постепенно сменился влажным и умеренным, а потом холодно-умеренным климатом плейстоцена, который, постепенно же трансформируясь, в свою очередь был замещен сухим и холодным современным климатом. Такой же ход изменения температуры отмечается на Аляске (Smith, 1919).

Таким образом, климат плейстоцена представляется нам более мягким и более благоприятным для произрастания растительного покрова, чем современный климат Восточной Сибири. Об этом говорят нам остатки относительно теплолюбивых животных и растений, являющиеся прекрасными климатическими показателями.

Условия формирования основных элементов современного растительного покрова Восточной Сибири

Комплекс даурской лиственицы. По общепринятым воззрениям, данный комплекс, представленный гемиксерофильными и психрофильными видами, сформировался на территории древней Ангариды. Здесь уместно поставить вопрос об объеме понятия «Ангарида», так как различными уче-

ными она как географическое понятие трактуется различно. Согласно наиболее часто встречающейся точке зрения, Ангарида совпадает с «древним теменем Азии». В этом объеме понятие «Ангарида» получает более или менее точное определение. Остальные же определения ее отличаются крайней расплывчатостью, дающей возможность предполагать, что в пределы Ангариды включается чуть ли не вся северная, центральная и юго-восточная Азия[1] и даже часть тихоокеанских стран. При таком понимании этот термин ничего не дает. Мы предпочитаем придерживаться первого классического определения.

Далее встает следующий вопрос. Очень часто приходится слышать и в литературе и в различных выступлениях выражение «ангарский» или «ангаридский» комплекс (в применении к флоре и растительности). По общепринятым воззрениям это комплекс гемиксерофильных и психрофильных растений, сформировавшийся на территории древней Ангариды. На некоторое время согласимся с этим. Тогда перед нами встают следующие два вопроса: 1) каков облик и состав этого комплекса и 2) когда он начал формироваться. На территории Ангариды в настоящее время имеются не один, а три существенно разных комплекса: комплекс лесной флоры во главе с даурской лиственицей (*Larix dahurica* Turcz.) и комплексы степной и дауро-монгольской и пустынно-центральноазиатской флор. Все они носят в большей или меньшей степени черты ксерофитизма и приспособления к условиям холодного континентального климата. По данным американской экспедиции в Монголии (Berkey a. Morris, 1927), засушливый климат там установился еще в плиоцене или даже в миоцене. Только вдоль берегов рек существовали узкие ленты лесных насаждений. Плакоры, очевидно, были покрыты степями. Климат Центральной Азии конца плиоцена и в плейстоцене был более влажным по сравнению с современным. Эта картина вполне согласуется с данными Н. В. Думитрашко и Л. Г. Каманина (1946) для Прибайкалья и Забайкалья. На основании пыльцевого анализа большого количества проб, взятых в различных местах Прибайкалья и Забайкалья, ими устанавливается, что в плиоцене (очевидно, во второй половине) и в плейстоцене в этих областях произрастали хвойные леса с преобладанием темнохвойных пород, к которым примешивалась лиственица, вид которой авторами, к сожалению, не указывается (очевидно, сибирская). Одновременно с наличием такого рода лесов в Прибайкалье и Забайкалье было мощное горное оледенение. На южных склонах и террасах, по данным пыльцевого анализа, наблюдается преобладание травянистых растений, преимущественно злаков, что, по мнению Н. В. Думитрашко, говорит о наличии там степных ценозов.

На основании палеоботанических находок, как указывалось выше, известно, что в северной части Восточной Сибири до линии Омолой—верховье Индигирки—верховье Колымы также произрастали леса с преобладанием темнохвойных пород, имевших в своем составе сибирскую лиственицу, или вид, близкий к ней. Даурская лиственица в верховьях двух последних названных рек обнаруживается уже в конце плейстоцена, а может быть, даже в голоцене (Попов, 1947а). Если эта порода вместе с сопровождающим ее комплексом видов отсутствовала на плакорах и не могла, по приведенным выше причинам, произрастать по горным склонам, то само собой напрашивается вывод, что она распространялась где-то далее указанной выше линии — на северо-востоке. Отдельные же ее местонахождения в тот период к юго-востоку от данной линии могли приурочиваться лишь к наиболее неблагоприятным условиям местообитания,

[1] Галир (H. Hallier, 1912) включает в состав Ангариды Индонезию и Полинезию.

именно к заболоченным площадям, где в то время могла появиться вечная мерзлота. Поведение ее тогда было, повидимому, такое же, как и теперь в южной части ареала. На Малом Хингане даурская лиственица в настоящее время приурочена главным образом к заболоченным речным долинам и к высоким (800—900 м над уровнем моря) платообразным, тоже заболоченным вершинам. В остальных условиях она составляет бо́льшую или меньшую примесь к другим породам (дуб, ель, пихта и др.). В горах Сихотэ-Алиня большая часть насаждений даурской лиственицы также приурочена к заболоченным участкам речных долин (например, бассейн р. Хора). Крупные насаждения ее по горам — результат пожаров в темнохвойных лесах. В последних случаях она образует производные насаждения, которые впоследствии, повидимому, снова должны смениться темнохвойными лесами. Можно не сомневаться, что форпосты лиственицы в северо-восточной Сибири в плейстоцене занимали такое же положение.

Темнохвойные породы (*Picea Wollosowiczii* Suk., *P. anadyrensis* Krysht., *Pinus monticola* D. Don и др.), очевидно, произрастали на более дренированных и, следовательно, наиболее теплых почвах. Но вместе с усилением континентальности климата появившаяся сначала где-то на крайнем севере и северо-востоке вечная мерзлота начала продвигаться на юг и юго-запад. Наиболее поражаемыми ею элементами рельефа являются заболоченные долины рек и плакоры, покрытые зимой маломощным снеговым покровом. По этим же элементам рельефа одновременно с вечной мерзлотой распространялась и свита даурской лиственицы. Просачиваясь поодиночке в угнетаемые наступающим похолоданием насаждения относительно теплолюбивых темнохвойных и иных лесов, представители свиты даурской лиственицы постепенно приобретали там господствующее положение. Вечная мерзлота в связи с нарастающей континентализацией климата постепенно распространялась и на другие элементы рельефа, что способствовало дальнейшему расширению площади холодостойкой свиты.

Этот процесс, возможно, продолжается и в настоящее время, насколько можно судить по строению ареала даурской лиственицы и ее агрессивному характеру в южной части ареала (она там часто является породой, обсеменяющей площади лесных пожарищ на месте темнохвойных лесов). Доказательством этого являются также факты наличия ее гибридов с сибирской лиственицей в глубине современного ареала даурской лиственицы, далеко от восточной границы ареала первой: район к югу от Таймыра, бассейн Вилюя и пр. (Дылис, 1947). Случаев обратного порядка — нахождения гибридов этих двух пород в пределах ареала сибирской лиственицы — нам неизвестно. Граница ареала сибирской лиственицы еще в плейстоцене (точнее время определить трудно) начала отступать на запад и, повидимому, отступает и в настоящее время, что указывает на продолжающуюся континентализацию климата.[1]

В. Н. Сукачев (1924) очень осторожно высказывает мысль о формировании холодостойкой даурской лиственицы где-то на крайнем северо-востоке Азии «путем постепенного видоизменения».

В. Б. Сочава (1945а, стр. 32) пишет: «Древняя берингийская суша[2] являлась очагом развития комплекса формаций, за счет которого в известной мере сформировалась современная сибирская и североамериканская тайга». К этой формации он относит *Pinus pumila* Rgl., с чем мы до некото-

[1] Отступание мы понимаем не буквально. Под ним надо подразумевать в данном случае сокращение восточной и северо-восточной границ распространения сибирской лиственицы.

[2] В. Б. Сочава южную границу Берингии проводит немного южнее о. Св. Лаврентия.

рой степени можем согласиться, и *Betula Ermani* Cham., что уже совершенно неправильно, так как *Betula Ermani* является элементом не берингийской, а маньчжурской (точнее, восточноазиатского сектора тургайской) флоры. *Betula Ermani* (s. l.) надо отнести к той группе форм, которые центром своего современного развития имеют японские острова,[1] главным образом о. Хонсю, так как именно там имеются представители различных групп рода *Betula*, чего не наблюдается ни в одной из других областей распространения этого рода. Здесь, по А. И. Поярковой (1939), находится центр возникновения рода *Acer*, по В. Л. Комарову (1908) — рода *Epimedium* (сем. *Berberidaceae*). К этой же группе надо отнести ели секции *Omorica*, в берингийском происхождении которых, кажется, никто не сомневается, а между тем древняя Берингия, если даже присоединить сюда ареал современного американского вида этой секции — *P. sitchensis* Trautv. et Mey., представляет лишь крайнее северо-восточное крыло ареала этой секции, основная же часть не только современного, но и древнего ареала которой расположена в южном горном Китае и в юго-восточных Гималаях.[2]

Б. П. Колесников (1946) первоначальное формирование сибирских лиственниц связывает с верхними поясами хребтов северо-восточной Азии и северной Ангариды в предледниковую или раннеледниковую эпоху, откуда они, по его мнению, потом вышли на равнины. Возможно, что лиственица (но только не даурская) произрастала и в горных лесах, но фактов, подтверждающих это, нам неизвестно. Но зато известны ископаемые флоры далеко не горных лесов, в составе которых имеются представители рода *Larix*. Так, например, в олигоценово-миоценовых отложениях бухты Корфа на Камчатке И. А. Преображенским была найдена описанная А. Н. Криштофовичем (1934) следующая флора: *Glyptostrobus europaeus* Heer, *Picea* sp., *Pinus* sp., *Libocedrus sabiniana* Heer, *Alnus Kefersteinii* (Goepp.) Unger, *A. carpinoides* Lesq., *Alnus* sp., *Betula* sp., *Corylus Macquarrii* (Forbes) Heer, *Populus balsamoides* Goepp., *Salix varians* Goepp., *Salix cf. remotidens* Lesq., *Quercus atriplicifolia* Krysht., *Juglans nigella* Heer, *J. acuminata* A. Br., *Hicoria kamtschatica* Krysht., *Acer macrophyllum* Pursh., *A. Osmontii* Kn., *A. grahamense* Kn. et Cock., *Celtis obliquifolia* Chaney и *Larix Preobrajenskii* Krysht. Остатки лиственицы найдены также совместно с темнохвойными породами в плейстоцене Омолоя, Колымы и Алдана. Остатки близко родственного вида — *L. viligensis* Vasjkovsk. — найдены в четвертичных отложениях древней террасы р. Вилиги (бассейн Охотского моря). Вот что говорят нам факты.

Правда, в южных областях своего распространения виды рода *Larix* (*L. Potaninii* Batalin и *L. Griffithii* Hool.) являются горными видами, входящими в состав сложных хвойно-лиственных лесов как третичные представители этого рода. Поэтому чистые лиственичники (Laricetum purum) современного геологического периода представляют продукт позднейшего времени, сформировавшийся в результате деградации сложных третичных лесов. Если климат плейстоцена северо-восточной Сибири был более теплым и мягким на низинах, где росли хвойно-широколиственные или широколиственно-хвойные (пусть только хвойные) леса при наличии этой разнообразной и многочисленной фауны, о которой говорилось выше, то

[1] В работе, посвященной данной группе берез (1941), мною высказана иная точка зрения, которая сейчас мне представляется неправильной.

[2] Ископаемые остатки (древесина) ели, близкой к *P. ajanensis* Fisch., найдены в районе Байкала, а пыльца — в южном Приуралье и в Польше.

совершенно было бы неестественно наличие континентального и сухого климата в верхних поясах горных склонов, поскольку известно, что с высотой количество осадков, в том числе и зимних, увеличивается. Поэтому там нет условий для появления вечной мерзлоты и, следовательно, не могла выработаться холодостойкая, приспособленная к вечномерзлым грунтам свита даурской лиственицы. Она могла создаваться как определенная ярко выраженная биоэкологическая группа только в особых условиях — на сфагновых болотах, где были благоприятные условия для появления вечной мерзлоты, и на скалистых обнажениях.

Такие условия были как на территории древней берингийской суши, в границах, очерченных нами выше, так и в других районах нашего севера и северо-востока.

На совершенно иной позиции стоял С. И. Коржинский (1899), который даурскую лиственицу и кедровый стланик включает в группу маньчжурского происхождения, но окончательную выработку своих биоэкологических свойств получившие на территории Ангариды. Мы не будем полемизировать с этой точкой зрения, так как из всего сказанного нами выше ясно наше отношение к ней, если иметь в виду из рода *Larix* именно даурскую лиственицу. Что же касается *Pinus pumila* Rgl., то можно не сомневаться, что этот вид, в систематическом отношении очень близкий к *Pinus sibirica* Mayr, отчленился от последнего на протяжении плейстоцена как низкорослая высокогорная субальпийская форма, которая в настоящее время (в географическом отношении) заполняет брешь между ареалами *Pinus koraiensis* и *P. sibirica*. Последний в плиоцене и первой половине плейстоцена, очевидно, значительно далее заходил на восток и северо-восток Сибири,[1] но затем, так же как сибирская лиственица, сибирская ель, сибирская пихта, сократил восточную часть своего ареала. Но субальпийская форма сибирского кедра — *Pinus pumila* — благодаря своим биологическим и морфологическим особенностям приспособилась к обстановке северо-восточной Сибири.

Все приведенные выше палеоботанические находки свидетельствуют не только о более благоприятных климатических условиях во время плейстоцена на рассматриваемой территории, но и о существовании широтной зональности, с границами зон, ориентированными не по параллелям, а с юго-востока на северо-запад. Самая северо-восточная зона (вернее, подзона) захватывала весь крайний северо-восток Азии и север Камчатки. Ее юго-западная граница шла примерно от устья Омолоя к среднему течению Индигирки и Колымы, низовьям р. Пенжины, бухте Корфа. Эта граница отмежевывает к северо-востоку область распространения темнохвойных верхнеплиоценовых и плейстоценовых лесов, сложенных породами американского (*Pinus monticola* D. Don.) и азиатских центров видообразования (*Picea anadyrensis* Krysht., *Picea Wollosowiczii* Suk.). Очевидно, в этой подзоне, простиравшейся до северных границ азиатско-американского шельфа, располагалась та область, в которой ранее всего начала формироваться вечная мерзлота и происходила выработка холодостойкой флоры, в том числе и даурской лиственицы. Последняя, в противоположность темнохвойным породам, с которыми как порода светолюбивая не могла конкурировать в борьбе за лучшие местообитания, была приурочена к наиболее холодным грунтам: торфяным болотам, периферическим заболоченным частям речных долин, пологим заболачивающимся склонам, особенно северным, которые прежде всех других элементов рельефа нача-

[1] В последнее время пыльца кедра была найдена в бассейне р. Аллах-Юн.

ли захватываться вечной мерзлотой. На этих местообитаниях она не имела конкурентов.

К юго-западу от этой границы была расположена подзона с более богатым видовым составом древесных пород. Кроме *Picea Wollosowiczii* Suk., там имелись *Larix cf. sibirica* Ldb., *Tilia* (?), *Corylus* (?), *Betula* типа *Ermani*, *Populus cf. suaveolens* Fisch. Граница этой подзоны шла, повидимому, от устья Хатанги через верховья Анабары и Оленька к устью Алдана, от последнего по южным склонам Верхоянского хребта к п-ову Пьягина, а оттуда к устью р. Камчатки.

Следующая подзона в составе своих лесов, кроме предыдущих пород, имела типично широколиственные породы умеренного типа, американский серый орех, виды ольхи американского родства, бамбуковидные злаки. Эта растительность, повидимому, была приурочена к долинам рек и нижним частям горных склонов, в то время как по склонам были расположены леса из темнохвойных пород: ели из секции *Omorica*, в том числе одна близкая к современной *P. ajanensis* Fisch., *Pinus monticola* D. Don., может быть и ель типа *Picea obovata* Ldb., *Pinus cf. sibirica* (Rupr.) Mayr, *Larix cf. sibirica* Ldb.

Леса последнего типа располагались, повидимому, по водораздельным равнинам, плато и террасам, но может быть, что эта лиственица составляла лишь примесь к смешанным лесам. Границу между этой подзоной смешанных хвойно-широколиственных лесов и следующей подзоной широколиственных лесов (*Ginkgo*, *Zelkova*, *Ulmus*) тепло-умеренного типа провести, за отсутствием палеоботанических данных, очень трудно. Предположительно ее можно наметить по линии: устье Баргузина, южный край Витимского плоскогорья к верховьям Олекмы, далее по южному склону Станового хребта к устью р. Уды, от последнего к низовьям Амура и поперек Сахалина, примерно вдоль 52-й параллели. Южная граница этой подзоны периода плейстоцена сейчас не может быть намечена вследствие отсутствия фактического материала, но, несомненно, на Дальнем Востоке к югу от нее (возможно, к югу от р. Иман) она еще оставляла значительную часть Приморья.

В южной части Восточной Сибири, вероятно, уже в конце плиоцена наметились провинциальные границы между маньчжуро-американскими и байкало-саянскими лесами, но рассмотрение этого вопроса не входит в задачу настоящей работы.

Из этого обзора видно, что палеогеографическая (точнее палеоклиматическая) обстановка конца плиоцена и на протяжении всего плейстоцена на большей части площади Восточной Сибири была совершенно неблагоприятной для экспансии лесов даурской лиственицы со скалистых обнажений и сфагновых болот. Западная и юго-западная часть Восточной Сибири лелеяла более термофильные темнохвойные леса и леса сибирской лиственицы с участием широколиственных пород, которые плохо мирятся с наличием вечной мерзлоты. Большое количество осадков, в том числе и зимних, не благоприятствовало развитию вечной мерзлоты, которая, как теперь известно, отсутствует даже под ледниковым покровом. Но если крупные массивы лесов даурской лиственицы отсутствовали в Восточной Сибири в конце плиоцена и на протяжении большей части плейстоцена, то спрашивается, где же они тогда произрастали? В какой области? Поскольку у нас имеются положительные данные о наличии сибирской лиственицы или породы, близкой ей, к юго-западу от линии Омолой—верховья Индигирки и Колымы—Гижига—о. Карагинский, то где-то к северо-востоку от этой линии могли быть условия, более благо-

приятные для формирования *Larix dahurica* и всего сопровождающего ее комплекса холодостойких видов.

Судя по обеднению лесов видами древесных пород в северо-восточном направлении, в этом же направлении, очевидно, увеличивалась суровость и континентальность климата. Эта гипотетическая территория не могла быть незначительной. Известно, что еще в конце третичного времени и на протяжении плейстоцена береговая линия Азии находилась значительно севернее современной. В состав материка входили архипелаги арктических островов; в северо-восточном секторе береговая линия шла значительно севернее о. Врангеля и включала североамериканский архипелаг. Берингов пролив и Берингово море еще не существовали. Поэтому к северу от Командоро-Алеутской горной цепи (около 55° с. ш.) и примерно до 70° с. ш. на протяжении 15° широты простиралась огромная материковая суша — древняя Берингия.[1]

Так как имеются высказывания, приписывающие Алеутским островам крайнюю молодость (плейстоценовый возраст), необходимо остановиться на этом вопросе. Долл и Гаррис (Dall and Harris, 1892, стр. 242), А. Д. Архангельский (1941) и другие считают, что Алеутские острова, как и горы Аляски, возникли во время киммерийской (невадийской) складчатости. Ранний третичный период характеризуется энергичной вулканической деятельностью на Аляске, поэтому вполне вероятным кажется проявление последней и на Алеутских островах, являющихся тектоническим продолжением гор Аляски.

Западные острова Алеутской гряды вместе с Командорскими островами представляют поднятия, лишенные современных вулканических пород, в то время как остальная часть цепи на большей части протяжения состоит из древних или современных вулканических конусов. Отсюда ясно, что западная часть Алеутской гряды и Командорские острова древнее, чем средние и восточные острова, и, вероятно, действительно имеют мезозойский возраст. Третичные отложения, известные на островах, относятся к так называемой кенайской группе, главным образом пресноводного происхождения, относимые (Brooks, 1906) к эоцену. На о. Беринга в кенайских отложениях Морозевичем найдены растительные отпечатки третичного возраста, описанные И. В. Палибиным (1905а). Они содержат *Glyptostrobus, Thuites, Phragmites, Cinnamomum, Sequoia* и *Arundo*.

На п-ове Аляска и вдоль южного побережья Аляски кенайская флора найдена в отложениях различных мест. Она содержит остатки следующих растений [беру из Гультена (Hulten, 1937)]: *Taxodium, Glyptostrobus, Sequoia, Populus, Liquidambar, Betula, Alnus, Acer, Vitis.*

Некоторые исследователи находили на Алеутских островах (Акун, Уналашка, Умнак, Атха, Адах, Амчитка, Кыска, Атту) отложения миоценового возраста, содержащие окаменевшую древесину.

Поэтому утверждения относительно крайней молодости Алеутских островов не подтверждаются не только геологическими, но и палеоботаническими данными. Несомненно, что в этой области неоднократно происходили движения земной коры противоположных знаков, но окончательное погружение мезозойских структур к северу от Командоро-Алеутской гряды происходило, очевидно, в конце плейстоцена. Это повлекло

[1] Данные о современном распространении пресноводных рыб в бассейнах Анадыря и Юкона остались бы без объяснения, если бы южный берег древней Берингии проходил лишь немного южнее Берингова пролива, как это полагают некоторые наши ученые, а не по линии Командоро-Алеутской цепи.

погружение и этой гряды, вызвавшее новую фазу вулканизма в данной области.

В плейстоцене на месте Алеутских островов существовала горная цепь, задерживавшая на своих южных склонах осадки. Гультен (1 с.), так же как и В. Н. Сакс (выступление последнего на конференции по истории флоры и растительности СССР в 1948 г.), считает, что Алеутские острова в плейстоцене были ниже, чем в настоящее время. Но в то же время в одной из своих статей (1948а) В. Н. Сакс вынужден признать наличие в недавнем геологическом прошлом суши на территории современного Берингова моря. Он пишет следующее: «На северном склоне последней (Алеутской гряды, — *В.В.*) каньоны уходят на глубины до 2700—3700 м, тогда как на южном склоне даже на меньших глубинах... следов подводных долин нет. Этот факт заставляет думать, что при образовании Алеутской впадины, являющейся предгорным прогибом у подножья молодого горного сооружения — Аляскинского хребта и Алеутской гряды, глубоко опустились и участки, ранее находившиеся над уровнем моря» (стр. 34).

Расположенная далеко к востоку от атлантической циклональной области и отгороженная высокими сооружениями Командоро-Алеутской горной цепи, преграждавшей дорогу тихоокеанским циклонам, Берингия отличалась суровым континентальным климатом с малым количеством осадков и большими амплитудами температур. Протянувшись более чем на 1500 км с севера на юг, она, конечно, не могла обладать одинаковыми климатическими условиями на всем своем протяжении.

Южные склоны Командоро-Алеутского хребта, подножье их и южная предгорная равнина, простиравшаяся до моря, представляли самую южную подзону Берингии (южная часть «Южной Берингии»). Растительность этой подзоны, по всей вероятности, состояла из смешанных хвойно-широколиственных лесов на равнинах и предгорьях. Не исключена возможность, что здесь еще существовали такие представители третичной флоры, как *Sequoia, Langsdorffii, Ginkgo biloba.* Несомненно там были *Juglans cinerea*, клены, ясени, лианы, дубы и прочие с примесью хвойных пород: ели, родственные аянской и ситхинской, тсуги, пихты, сосны. В средних частях склонов, повидимому, преобладали хвойные леса из елей и пихт с *Echinopanax, Bergenia, Clintonia*, может быть иногда с подлеском из бамбука [в третичных отложениях о. Беринга найдены остатки бамбуковидных злаков (Палибин, 1905а)].

Северные склоны этого хребта, получающие несколько меньшее количество осадков («дождевая тень»), были покрыты преимущественно темнохвойными лесами с примесью лиственицы (северная часть «Южной Берингии»).

Внутренняя часть берингийской суши, расположенная между горной цепью и Беринговым проливом («Средняя Берингия»), со сложной поверхностью, пересеченной многочисленными горными хребтами, между которыми лежали обширные равнины и речные долины бассейнов рек пра-Анадыря и пра-Юкона, являлись той основной частью древней Берингии, на территории которой ранее, чем где бы то ни было, на протяжении конца плиоцена и в плейстоцене совершалась трансформация третичной мезофильной сравнительно теплолюбивой флоры в гемиксерофильную и криофильную флору путем выпадения из нее ряда не сумевших приспособиться теплолюбивых элементов и адаптации других.

Этот процесс не мог не привести к обеднению третичного комплекса, но зато выжившие виды, отличавшиеся более высокой холодостойкостью

и приспособившие свою корневую систему (морфологически, физиологически) к условиям существования на почвах с вечной мерзлотой, сократившие продолжительность своего вегетационного периода, образовали компактную группу, могущую выдержать конкуренцию с видами, мало или совсем не приспособленными к этим условиям. Названный комплекс во главе с даурской лиственицей или ее прародительским видом был приурочен к равнинам и плоским водоразделам, на которых вследствие малого количества зимних осадков уже появилась вечная мерзлота. Горные склоны, получавшие, как обычно, большее количество осадков, несли на себе более богатые по видовому составу темнохвойные леса.

Выше границы леса, а в северной Берингии (к северу от Берингова пролива) и по равнинам формировалась аркто-альпийская и тундровая флоры, которые потом составили основное ядро арктической и аркто-альпийской флор. Формирование последних происходило также в горах средней и южной Берингии и Восточной Сибири.

На пониженных плохо дренированных площадях в то же время формировалась болотная флора, принимавшая в свой состав представителей различных жизненных форм и различных экологических групп: сфагновые мхи, вересковые и верескoвидные кустарнички, осоковые (*Eriophorum vaginatum, E. asiaticum, Carex globularis, C. pauciflora* Lightf. и др.), клюква — *Oxycocos microcarpus* Turcz., *Vaccinium microphyllum, Salix myrtilloides* L., *S. fuscescens* Andersc., *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd. Сказанное здесь вполне согласуется с точкой зрения И. Д. Богдановской-Гиэнеф (1946), которая считает, что в болотной флоре преобладают восточноазиатские виды. К числу последних она относит *Chamaedaphne calyculata, Ledum decumbens, Vaccinium vitis idaea, V. myrtillus*. Крупные климатические изменения, принявшие в конце третичного периода почти катастрофический характер, привели к возникновению новой болотной флоры не путем массового видообразования, а в результате вымирания многих видов и агрегации других, уже существовавших в разных растительных комплексах и в разных географических областях.

Усиление континентальности климата в конце плейстоцена, связанное с уменьшением интенсивности циркуляции атмосферы, содействовало расширению площади распространения вечной мерзлоты и к востоку и к западу от Берингии и этим самым вызвало экспансию той холодостойкой флоры, которая в значительной степени к тому времени уже успела сформироваться. Но эта причина была не единственной и, повидимому, не главной.

Мезофильная флора холодно-умеренного климата северо-восточной Сибири (*Picea Wollosowiczii* Suk., *Pinus monticola* D. Don., *Larix cf. sibirica* Ldb., *Tilia, Corylus* и пр.), уже сильно обедненная по сравнению даже с позднетретичной, начала быстро вымирать. На примере ее угасания можно еще раз подтвердить принцип, высказанный нами в работе 1946 г., что никакого отступления флоры и растительности по существу никогда не происходит: популяции, застигнутые неблагоприятными климатическими условиями, погибают in situ. Переживают только очень немногие виды, сумевшие быстро перестроиться и приспособиться к новой физико-географической обстановке, войдя в состав новых ценозов-победителей.

Вначале комплекс *Larix dahurica* на территории северо-восточной, и особенно в остальной части Восточной Сибири, занимал местообитания, наименее благоприятные для групп более древней мезофильной флоры, т. е. болота, равнины, северные экспозиции

и пр., уже захваченные вечной мерзлотой; при дальнейшем усилении континентальности климата экспансия этой флоры распространилась и на другие элементы рельефа, доступные для лесной растительности. Дольше всего третичная мезофильная флора удерживала свои позиции в долинах, особенно в ущельеобразных долинах рек с более теплыми аллювиальными почвами и по хорошо прогреваемым южным склонам, как мы видим это сейчас в юго-восточной Якутии (в бассейне Алдана), а также в Амурской области (в бассейнах Зеи и Селемджи).

Распределение растительных подзон в конце плиоцена и плейстоцена (вернее границы между ними и границы между растительными подзонами современными) ориентировано одинаково, что указывает на то, что с тех пор и до настоящего времени никаких принципиальных изменений в этом распределении не было, а произошел только сдвиг зон с северо-востока на юго-запад. Именно в этом направлении и в настоящее время констатируется увеличение видового богатства флоры и нарастание фитоценотического разнообразия растительного покрова. Что экспансия комплекса *Larix dahurica* происходила с северо-востока на юго-запад, прекрасно доказывается современными ареалами лиственниц, родственных *Larix sibirica* и *L. dahurica,* как это можно видеть на схеме распространения генетических рядов лиственниц в восточной Азии, приведенной в работе Б. П. Колесникова (1946, стр. 334). На этой схеме видим, что лиственицы родства *L. sibirica* были отброшены или к западу, почти к Енисею,[1] или же к берегам Тихого океана и на острова (Сахалин, Курильские). Общая форма современного ареала лиственниц родства *L. dahurica* в основном близка к треугольнику, основание которого лежит вдоль северной окраины Восточной Сибири, а вершина его расположена на Большом Хингане. Ареал этих лиственниц, как гигантский клин, направленный с севера, расколол некогда единый ареал лиственниц родства *L. sibirica* Ldb., требующих более умеренного и более влажного климата.

Что это именно так и произошло, вытекает из всего приведенного выше фактического материала. Современное разобщение этих лиственниц с *L. sibirica* Ldb. Б. П. Колесников (1. с., стр. 335) расценивает совершенно правильно. Это разобщение, пишет он, по своему происхождению несомненно вторичное и обусловлено позднейшим расселением видов из группы даурской лиственицы. К этой группе Б. П. Колесников относит *Larix dahurica* Turcz. (Забайкалье, южная Якутия, Большой Хинган, бассейны Амура и Уссури), очень близкую и трудно отличимую от нее *L. Cajanderi* Mayr (Якутия, бассейн Колымы, бассейн рр. Пенжины и Анадыря и, повидимому, Охотское побережье к северу от р. Яны) и некоторые другие, расположенные к югу от *L. dahurica* Turcz.

Лиственицы этого ряда обладают высокой экологической пластичностью и неприхотливостью к внешним условиям. Из всех биоэкологических особенностей данного ряда особо важное значение, как мы отмечали выше, имеет способность произрастать и успешно развиваться на глубоко промерзающих и медленно оттаивающих почво-грунтах. «Именно эта особенность, — указывает Б. П. Колесников (1. с., стр. 340), — связанная

[1] Кстати, необходимо отметить, что эта граница на карте Б. П. Колесникова проведена не совсем правильно. В южной части она слишком отодвинута на восток. На карте ареалов сибирской и даурской лиственниц в работе Н. В. Дылиса (1947) восточная граница сибирской лиственицы идет по водоразделу между Средней Тунгуской и Ангарой и далее к верховьям Лены, в то время как по Б. П. Колесникову эта лиственица имеется в бассейне Нижней Тунгуски и захватывает весь бассейн Средней Тунгуски.

с какими-то физиологическими приспособлениями, обусловливает широкое расселение даурской лиственицы и близко родственных к ней видов на территории северных частей Дальнего Востока, входящих почти целиком в зону вечной мерзлоты. Они являются господствующими древесными породами как раз на пространстве примерно к северу от южной границы распространения вечной мерзлоты и до крайних северных пределов лесной растительности». Высокая холодостойкость даурской лиственицы дала ей преимущество в борьбе за существование, когда континентальность климата начала усиливаться на территории Восточной Сибири, а параллельно с этим распространяться и вечная мерзлота. При этих условиях даурская лиственица (s. l.) могла легко вытеснить менее приспособленную к новой физико-географической обстановке сибирскую лиственицу, а затем (или одновременно) и другие породы, произраставшие на более теплых почво-грунтах.

Сибирская лиственица в очень слабой степени может мириться с вечномерзлыми грунтами. В большей степени этим обладает *Larix alaskensis* W. Wight., которую можно рассматривать в качестве западной (юконской) расы *L. laricina* (Du Roi) C. Koch. *Larix dahurica* Turcz. или ее прародительская форма была приурочена к бассейну пра-Анадыря, а *L. alaskensis* W. Wight. — к бассейну пра-Юкона.

Свойства даурской лиственицы как эдификатора ничтожны, почти равны нулю. Это зависит от светолюбия данной породы, создающей очень слабое затенение под своим пологом. Вследствие этого светолюбивые синузии или светолюбивые виды, оставшиеся в наследство от третичных лесов, могли легко освоиться с новой обстановкой, когда эти виды (или целые синузии) попали под полог лиственицы. Но виды (и синузии) теневыносливые, приспособившиеся к жизни под тенистым пологом третичных лесов, не могли приспособиться к новой обстановке и вымерли. В число синузий,[1] доставшихся лиственичникам в качестве наследства от третичных лесов, входят все флорогенетические элементы, перечисленные нами выше, за исключением долинных ивняков и субальпийской и альпийской флор. Мы не будем более подробно останавливаться на этом вопросе, являющемся объектом особой работы (1956). В последней мы на примере лиственичников Анадырского края указываем ход их эволюции по мере расселения по территории и последовательного захвата ими синузий деградирующих третичных лесов.

В заключение не могу не остановиться на одном частном вопросе, вытекающем из вышеприведенного материала, — вопросе о необходимости выделения области распространения *Larix dahurica* Turcz. (s. l.) в качестве самостоятельной флористической области, по тем же основаниям и соображениям, по каким В. Л. Комаров выделил Маньчжурскую флористическую область.

Флористическая, или ботанико-географическая, область — это область, населенная комплексом видов хотя и относящихся к различным родовым и семейственным группам, но объединенным общностью истории своего развития в условиях однородности физико-географических и, в первую очередь, климатических условий и продолжающая существовать при тех же и сходных условиях и в настоящее время. Таким образом, право на выделение какого-либо комплекса в качестве самостоятельной флористической (или ботанико-географической) области определяется главным

[1] Возможно, что виды, слагающие в настоящее время целые синузии лиственичных лесов, в третичных лесах играли роль незначительных компонентов покрова или подлеска.

образом специфичностью его состава, исторических путей развития и особенностями современных условий существования.

Всем этим условиям удовлетворяет комплекс, возглавляемый *Larix dahurica* Turcz., область распространения которой мы и предлагаем называть Восточносибирской флористической и ботанико-географической областью, наравне с другими областями Палеарктики.

ЛИТЕРАТУРА

Алабышев В. В. (1932). О нахождении пыльцы дуба в торфяниках Центральной Якутии. Тр. Комисс. по изуч. четвертичн. периода АН СССР, т. II.

Архангельский А. Д. (1941). Геологическое строение и геологическая история СССР. М.

Байковская Т. Н. (1950). Палеоценовая флора Зейско-Буреинской равнины. Вопр. палеонтол., т. I.

Берг Л. С. (1948а). О предполагаемом раздвижении материков. Изв. АН СССР, сер. геолог., № 3, май-июнь.

Берг Л. С. (1948б). Климаты в древнейшие геологические времена. Землеведение, нов. сер., т. II (XLII).

Богданович К. И. (1901). Очерки Чукотского полуострова. СПб.

Богдановская-Гиэнеф И. Д. (1946). О происхождении флоры бореальных болот Евразии. Мат. по ист. флоры и раст. СССР, вып. II.

Васильев В. Н. (1941). Каменная береза (*Betula Ermani* Cham. s. l.) Экология и ценология. Бот. журн., т. XXVI, № 23.

Васильев В. Н. (1942а). К систематике и географии дальневосточных берез. Бот. журн., т. XXVII, № 1—2.

Васильев В. Н. (1942б). Материалы к систематике и происхождению некоторых японских берез. Бот. журн., т. XXVII, № 5.

Васильев В. Н. (1944а). Несколько слов к вопросу о происхождении тайги. Природа, № 3.

Васильев В. Н. (1944б). О взаимоотношениях «маньчжурской» и «охотской» растительности и флоры. Бот. журн., т. XXIX, № 5.

Васильев В. Н. (1946). Закономерности процесса смен растительности. Мат. по ист. флоры и раст. СССР, вып. II.

Васильев В. Н. (1948). Происхождение дальневосточных дубрав. Уч. зап. Ленингр. Гос. пед. инст. им. А. И. Герцена, т. 73.

Васильев В. Н. (1951). Происхождение лиственичных лесов южного Приморья. Бот. журн., т. XXXVI, № 4.

Васильев В. Н. (1952). Новые ископаемые виды рода *Trapa* L. Бот. журн., т. XXXVII, № 2.

Васильев В. Н. (1955). Рецензия на кн.: А. И. Толмачев. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. Изд. АН СССР, М.—Л., 1954. — Бот. журн., т. XL, № 5.

Васильев В. Н. (1956). Растительность Анадырского края. Изд. АН СССР. М.—Л.

Васильев Я. Я. (1938). Лесные ассоциации Супутинского заповедника. Тр. Горнотаежн. ст. ДВФ АН СССР, т. II.

Васьковский А. П. (1954). Остатки серого ореха и метасеквойи в верхнем плиоцене западной Камчатки. Колыма, № 8, Магадан.

Васьковский А. П. и А. П. Окладников. (1948). Находка обработанного человеком дерева на древней террасе р. Сусуман (бассейн Колымы). Бюлл. Комисс. по изуч. четвертичн. периода АН СССР, № 13.

Васьковский А. П. и И. И. Тучков. (1953). Решение одной из важных палеогеографических проблем Мамонтовой горы на Алдане. Колыма, № 9, Магадан.

Воробьев Д. П. (1933). Находка *Hymenophyllum Wrightii* V. L. Bosch в Сучанском районе Дальневосточного края. Вестн. ДВФ АН СССР, № 1—3, Владивосток.

Воробьев Д. П. (1935). Растительный покров Сихотэ-Алиня и плодово-ягодные растения в нем. Тр. ДВФ АН СССР, т. I, М.—Л.

Вульф Е. В. (1944). Историческая география растений. (История флор земного шара). Изд. АН СССР, М.—Л.

Герасимов И. П. и К. К. Марков. (1939). Ледниковый период на территории СССР. Тр. Инст. геогр. АН СССР, вып. XXXIII.

Голенкин М. И. (1927). Победители в борьбе за существование в мире растений, М.

Григорьев А. А. (1946). Циркуляция атмосферы в период максимального оледенения, как база для реконструкции климата ледниковой эпохи. Пробл. палеогеогр. четвертичн. периода. Тр. Инст. геогр. АН СССР, вып. XXXVII.
Гроссгейм А. А. (1948). В горах Талыша. Изд. Моск. общ. испыт. прир.
Грушвицкий И. В. (1948). Об отрицательном геотропизме корней у чистоуста коричного по наблюдениям в Уссурийском крае. Природа, № 6.
Дильс И. (1916). География растений. Пгр.
Думитрашко Н. В. и Л. Г. Каманин. (1946). Палеогеография четвертичн. периода. Тр. Инст. геогр. АН СССР, вып. XXXVII.
Дылис Н. В. (1947). Сибирская лиственица. Изд. Моск. общ. испыт. прир.
Дылис Н. В. и П. Б. Виппер. (1953). Леса западного склона среднего Сихотэ-Алиня. Изд. Моск. общ. испыт. прир.
Зверев В. Н. (1914). Геологические исследования в долине р. Маи и низовьях Алдана. Изв. Геол. ком., т. XXXIII, №9.
Зубкова З. Н. (1948). Алеутские острова. Географгиз.
Ильинский А. П. (1937). Растительность земного шара. Изд. АН СССР. М.—Л.
Кабанов Н. Е. (1937). Типы растительности южной оконечности Сихотэ-Алиня. Тр. ДВФ АН СССР, т. II.
Караваев М. Н. (1945). Краткий анализ флоры степей центральной Якутии. Бот. журн., т. XXX, № 2.
Караваев М. Н. (1948). Основные моменты развития растительного покрова Центральной Якутии с середины третичного периода. Докл. на I научн. сесс. Якутск. базы АН СССР, ГИЗ, Якутск.
Клеопов Ю. Д. (1941). Основные черты развития флоры широколиственных лесов Европейской части СССР. Мат. по ист. флоры и раст. СССР, вып. I.
Ковалев Н. В. (1940). География родов плодовых культур подсемейства *Pomoideae* в связи с их происхождением и эволюцией. Изв. Гос. Геогр. общ.
Колесников Б. П. (1938). Растительность восточных склонов среднего Сихотэ-Алиня. Тр. Сихотэ-Алинск. Гос. заповедн., т. I.
Колесников Б. П. (1946). К систематике и истории развития лиственниц секции *Pauciseriales Patschke*. Мат. по ист. флоры и раст. СССР, вып. II.
Колосков П. И. (1925). Климатические основы сельского хозяйства Амурской губернии. Изд. Дальневост. обл. метеорол. бюро, Благовещенск.
Колосов Д. М. (1947). Проблемы древнего оледенения северо-востока СССР. Изд. Главсевморпути.
Комаров В. Л. (1901). Флора Маньчжурии. Т. I.
Комаров В. Л. (1908—1909). Введение к флорам Китая и Монголии. Тр. С.-Петербургск. бот. сада, т. XXIX, вып. I, 1908; вып. II, 1909, СПб.
Комаров В. Л. (1917). Типы растительности Южно-Уссурийского Края. Тр. почв.-бот. экспед. по иссл. колониз. районов Аз. России, ч. II, бот. иссл. 1913 г., вып. 2, Пгр.
Комаров В. Л. (1923а). Растения Южно-Уссурийского края. Тр. Гл. бот. сада, т. XXXIX, вып. I, Пгр.
Комаров В. Л. (1923б). О некоторых новых азиатских голосемянных. Ботан. мат. Герб. Гл. бот. сада РСФСР, т. IV, вып. 23—24.
Константов С. В. (1914). Третичная флора Белогорского обнажения в низовьях р. Буреи. Тр. Геол. ком., нов. сер., вып. 113.
Коржинский С. И. (1899). Растительность России. Энцикл. сл. Брокгауза и Ефрона, т. XXVII.
Коровин Е. П. и М. Туйчиев. (1948). О весеннем возобновлении и вторичном цветении грецкого ореха в Средней Азии. Бот. журн., т. XXXIII, №: 3.
Краснов А. Н. (1894). Из поездки на Дальний Восток Азии. Землеведение, № 2 и 3.
Краснов А. Н. (1897—1898). Чайные округи субтропической Азии. Вып. I, Япония, 1897; вып. II, Китай, Индия и Цейлон, Колхида, 1898, СПб.
Краснов А. Н. (1899). География растений. Харьков.
Крашенинников И. М. (1946). Опыт филогенетического анализа некоторых евразиатских групп рода *Artemisia* L. в связи с особенностями палеогеографии Евразии. Мат. по ист. флоры и раст. СССР, вып. II.
Криштофович А. Н. (1915). Американский серый орех (*Juglans cinerea* L.) из пресноводных отложений Якутии. Тр. Геол. ком., нов. сер., вып. 124.
Криштофович А. Н. (1920). О меловой флоре Русского Сахалина. Изв. Геол. ком., т. XXXIX, Владивосток.
Криштофович А. Н. (1921а). Третичные растения с р. Амагу Приморской области. Мат. по геол. и полезн. ископ. Дальн. Вост., № 15. Владивосток.

Криштофович А. Н. (1921б). О третичной флоре бухты Посьет, собранной Э. Э. Анертом в 1919 г. Мат. по геол. и полезн. ископ. Дальн. Вост., № 11.
Криштофович А. Н. (1923а). О возрасте мгачской и дуйской угленосных свит на о. Сахалине и их тождественности. Материалы к третичной флоре Дальнего Востока Азии. Мат. по геол. и полезн. ископ. Дальн. Вост., № 18, Владивосток.
Криштофович А. Н. (1923б). О третичной флоре Чанг-ги, в Корее. Мат. по геол. и полезн. ископ. Дальн. Вост., № 18, Владивосток.
Криштофович А. Н. (1924). Ископаемая ель Анадырского края. Мат. по геол. Дальн. Вост., № 32, Владивосток.
Криштофович А. Н. (1926). Материалы к третичной флоре Каннонзава в провинции Эчиго в Японии. Ежегодн. Русск. Палеонтол. общ., т. VI.
Криштофович А. Н. (1928а). Водяной орех *Trapa borealis* Heer из третичных отложений Тункинской долины в Саяне. Вестн. Геол. ком., т. III, № 9—10.
Криштофович А. Н. (1928б). Гренландская третичная флора на Северном Урале и ботанико-географические провинции третичного периода. Природа, № 5.
Криштофович А. Н. (1930а). Находка *Hymenophyllum Wrightii* V. Д. В. на острове Сахалине. Изв. Гл. бот. сада, т. XXXIX, кн. 3—4.
Криштофович А. Н. (1930б). Основные черты развития третичной флоры Азии. Изв. Гл. бот. сада, т. XXIX, кн. 3—4.
Криштофович А. Н. (1932). Геологический обзор стран Дальнего Востока. Изд. Геол.-разв. инст.
Криштофович А. Н. (1933а). Ископаемая флора реки Лозьвы в северном Урале с остатками макклинтокий. Тр. Всес. Геол.-разв. объед., вып. 291.
Криштофович А. Н. (1933б). Ангарская свита. Байкальский отдел. Тр. Всес. Геол.-разв. объед., вып. 326, Л.—М.—Новосибирск.
Криштофович А. Н. (1934). Третичная флора залива Корфа на Камчатке. Тр. Дальневост. геол.-разв. треста, вып. 62.
Криштофович А. Н. (1936а). Развитие ботанико-географических провинций северного полушария с конца мелового периода. Сов. бот., № 3.
Криштофович А. Н. (1936б). Основные пути развития флоры Азии. Уч. зап. Ленингр. Гос. унив., сер. геол.-почв.-геогр., № 9, вып. 2.
Криштофович А. Н. (1937). О меловой флоре Охотского побережья и северной Камчатки. Дальстрой. Мат. по изуч. Охотско-Колымск. края, сер. I, геол. и геоморфол., вып. 5. М.—Л.
Криштофович А. Н. (1938). Верхнемеловые растения бассейна реки Колымы. Мат. по изуч. Колымско-Индигирск. края, сер. 2, вып. 15.
Криштофович А. Н. (1939). Новые находки ископаемых флор на Дальнем Востоке как вехи стратиграфии. В кн.: Акад. В. А. Обручеву к 50-летию научной и педагогической деятельности. Изд. АН СССР.
Криштофович А. Н. (1946). Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы. Мат. по ист. флоры и раст. СССР, вып. II.
Кропоткин В. Н. и Е. Г. Шаталов. (1936). Очерк геологии северо-востока Азии. Дальстрой. Мат. по изуч. Охотско-Колымск. края, сер. 1, геол. и геоморфол., вып. 3.
Крылов П. Н. (1898). Тайга с естественноисторической точки зрения. Томск.
Куренцов А. И. (1947). О зоогеографических округах Приморского края. Изд. ДВ н.-иссл. базы им. В. Л. Комарова АН СССР, Владивосток.
Кущев С. В. и Ю. А. Ливеровский. (1940). Геоморфологический очерк центральной камчатской депрессии. Тр. Инст. геогр. АН СССР, вып. XXXII.
Лавренко Е. М. (1938). История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений. Растит. СССР, т. I.
Лазаренко А. С. (1939). Реликты в бриофлоре Советского Дальнего Востока. Юбил. сб.: Президенту Академии Наук СССР В. Л. Комарову.
Лазаренко А. С. (1944). Неморальный элемент бриофлоры Советского Дальнего Востока. Сов. бот., № 6.
(Максимович К. И.) Maximovicz C. (1859). Primitiae florae amurensis. Versuch einer Flora des Amurlandes. Mém. Acad. Sci. St. Petersb., t. IX, X.
Малеев В. П. (1935). Обзор дубов Кавказа в их систематическом и географическом отношениях. Бот. журн., т. XX, № 3.
Мензбир М. А. (1922). Тайна Великого океана. М.
Минкина А. И. и Р. В. Федорова. (1936). Смена лесов и история развития торфяников Дальневосточного края по данным ископаемой древесной пыльцы. Сов. бот., № 4.
Нейштадт М. И. и Л. Н. Тюлина. (1936). К истории четвертичной флоры района р. Майн, притока Анадыря. Тр. Аркт. инст., т. LXI.
Обручев В. А. (1930). Оледенение Северной Азии. Природа, № 5.

Обручев В. А. (1931). О признаках ледникового периода в северной части Центральной Азии. Бюлл. Комисс. по изуч. четвертичн. периода АН СССР, № 3.
Обручев В. А. (1938). Геология Сибири. Т. III. М.
Обручев С. В. (1946). Орография и геоморфология восточной половины Восточного Саяна. Изв. Всес. Геогр. общ., т. 78, вып. 5—6.
Павлов Н. В. (1936). Березовые леса западного побережья Камчатки. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., нов. сер., т. XLV, № 2.
Палибин И. В. (1903). О растительных отпечатках, собранных в горах Сихотэ-Алиня. Зап. Русск. минер. общ., сер. 2, ч. 41, протоколы.
(Палибин И. В.) Palibin I. (1904). Pflanzenreste von Sichota-Alin Gebirge. Зап. Русск. минер. общ., ч. 41, вып. 1, СПб.
Палибин И. В. (1905а). О растительных остатках с Командорских островов. Зап. Русск. минер. общ., сер. 2, ч. 42, протоколы.
Палибин И. В. (1905б). Pflanzenreste von Sichota-Alin Gebirge. Зап. Русск. минер. общ. сер. 2, ч. 42, протоколы (сборы с р. Ботчи, сборы с р. Ванцин).
(Палибин И. В.) Palibin I. (1906а). Fossile Pflanzen aus dem Kohlengruben von Fuschun in der südlichen Mandshurei. Зап. Русск. минер. общ., сер. 2, ч. 44, вып. 1.
(Палибин И. В.) Palibin I. (1906б). Notis über Pflanzenreste am Flusse Wantzin. Зап. Русск. минер. общ., сер. 2, ч. 44, вып. 1, СПб.
Палибин И. В. (1915). Остатки третичной флоры из окрестностей Владивостока. Тр. Геол. и минерал. музея Петра Великого Росс. Акад. Наук, т. I, вып. 3.
Палибин И. В. (1917). Остатки третичной флоры окрестностей Владивостока. Зап. Общ. по изуч. Амурского края, т. XVI.
Палибин И. В. (1934). Материалы к доледниковой флоре Камчатки. Тр. Нефт. геол.-разв. инст., вып. 29, Палеобот. сб., вып. 1.
Палибин И. В. (1936). Третичная флора юго-восточного побережья Байкала и Тункинской котловины. Тр. Нефт. геол.-разв. инст., вып. 76, Палеобот. сб., вып. 3.
Палибин И. В. (1946). Новые данные о третичной и послетретичной флоре низовьев р. Лены. Мат. по ист. флоры и раст. СССР, вып. II.
Пересветов А. С. (1947). Ископаемая ель *Picea indigirensis* sp. n. на севере Якутии. Бюлл. Комисс. по изуч. четвертичн. периода АН СССР, № 10.
(Пидопличко И. Г.) Підоплічко І. Г. (1950). З приводу роботи Васьковського А. П. і Окладнікова А. П. про знахидку дерева, опрацьованого палеолітичною людиною. Археологіа, вип. III.
Полевой П. И. (1915). Анадырский край. Гр. Геол. ком., нов. сер., вып. 140.
Полетико О. М. (1949). Красодневы (*Hemerocallis* L.) и их декоративное значение. Тр. БИН АН СССР, сер. VI, Растительные ресурсы.
Попов М. Г. (1927). Основные черты истории развития флоры Средней Азии. Бюлл. САГУ, № 15, Ташкент.
Попов Ю. Н. (1947а). О современном оледенении северо-востока Азии в связи с проблемой древнего оледенения. Изв. Всес. Геогр. общ., т. 79, вып. 3.
Попов Ю. Н. (1947б). Находка ископаемых трупов млекопитающих в мерзлых слоях плейстоцена Северо-Восточной Сибири. Бюлл. Комисс. по изуч. четвертичн. периода АН СССР, № 13.
Пояркова А. И. (1936). Материалы по третичной флоре западной и центральной части северного Сахалина. Тр. Нефт. геол.-разв. инст., вып. 76, Палеобот. сб., вып. 3.
Пояркова А. И. (1939а). Ботанико-географический обзор рода кленов СССР в связи с историей всего рода *Acer*. Тр. БИН АН СССР, сер. I, т. I.
Пояркова А. И. (1939б). К изучению ископаемых флор Буреинского и Амурского Цагаяна. Юбил. сб.: Президенту Академии Наук СССР В. Л. Комарову.
Сакс В. Н. (1947). Четвертичное оледенение Сибири. Природа, № 1.
Сакс В. Н. (1948а). Загадка подводных долин. Природа, № 9.
Сакс В. Н. (1948б). Четвертичный период в Советской Арктике. Тр. Аркт. инст., т. 201.
Слюнин Н. В. (1900). Охотско-Камчатский край. т. I, СПб.
Сочава В. Б. (1933). К истории флоры южной части азиатской Берингии. Бот. журн., т. XVIII, № 4.
Сочава В. Б. (1944). Опыт филогенетической систематики растительных ассоциаций. Сов. бот., т. XII, № 1.
Сочава В. Б. (1945а). Элементы растительного покрова северного Сихотэ-Алиня и их взаимоотношения. Сов. бот., т. XIII, № 1.
Сочава В. Б. (1945б). Экологические типы реликтов маньчжурской флоры в связи с некоторыми палеогеографическими реконструкциями. Докл. АН СССР, т. XLVIII, № 9.

Сочава В. Б. (1946). Вопросы флорогенеза и филогенеза маньчжурского смешанного леса. Мат. по ист. флоры и раст. СССР, вып. II.
Сукачев В. Н. (1910). Некоторые данные к доледниковой флоре севера Сибири. Тр. Геол. музея Акад. Наук, т. IV.
Сукачев В. Н. (1924). К истории развития лиственниц. Сб. «Лесное дело», Л.—М.
Сьюорд А. (1936). Века и растения. Обзор растительности прошлых геологических периодов. Пер. под ред. А. Н. Криштофовича. ОНТИ, Л.—М.
Тихомиров Б. А. (1941). О лесной фазе в послеледниковой истории растительности севера Сибири и ее реликтах в современной тундре. Мат. по ист. флоры и раст. СССР, вып. I.
Тихомиров Б. А. (1946). К происхождению ассоциаций кедрового стланика (*Pinus pumila* Rgl.). Мат. по ист. флоры и раст. СССР, вып. II.
Толмачев А. И. (1943). К вопросу о происхождении тайги, как зонального растительного ландшафта. Сов. бот., № 4.
Толмачев А. В. (1944). Об условиях существования третичных флор Арктики. Бот. журн., т. XXIX, № 1.
Толмачев А. И. (1949). Еще несколько мыслей о происхождении тайги. Изв. Всес. Геогр. общ., т. 81, вып. 1.
Толмачев А. И. (1954). Происхождение и развитие темнохвойной тайги. Изд. АН СССР, М.—Л.
Тычинский В. И. (1945). Хребет Джугджур и его ледники. Изв. Всес. Геогр. общ., т. 77, вып. 4.
Федорович Б. А. (1946). Вопросы палеогеографии равнин Средней Азии. Пробл. палеогеогр. четвертичн. периода. Тр. Инст. геогр. АН СССР, вып. XXXVII.
Хайкина С. Л. (1948). Результаты спорово-пыльцевого анализа проб из мерзлых слоев четвертичных отложений на ручье Струйка в бассейне Индигирки. Бюлл. Комисс. по изуч. четвертичн. периода АН СССР, № 13.
Черский И. Д. (1891). Описание коллекции послетретичных млекопитающих животных, собранных Ново-сибирской экспедицией 1885—1886 гг. Зап. Акад. Наук, т. LXV, прил. 1.
Швецов П. Ф. (1947). Верхоянско-Колымская горная станция как особая мерзлотно-гидрогеологическая провинция. Изв. Всес. Геогр. общ., т. 79, вып. 4.
Шелудякова В. А. (1943). Чозения в Якутской АССР. Бот. журн., т. XXVIII, № 1.
Шишкин И. К. (1933). Сосна на юге Уссурийского края. Вестн. ДВФ АН СССР, № 1—3, Владивосток.
Шишкин И. К. (1935). *Microbiota decussata* Kom. как элемент растительного покрова Уссурийского края. Тр. ДВФ АН СССР, т. I.
Шмидт Ф. Б. (1874). Сахалинская флора. Тр. Сиб. экспед. Русск. геогр. общ., т. 2.
Шмидт Ф. Б. (1900). Сообщение о палеонтологических сборах Н. В. Слюнина с побережья Охотского моря. Зап. Русск. минер. общ., сер. 2, ч. 38, прот. 50.
Ярмоленко А. В. (1935). Верхнемеловая флора северо-западного Кара-Тау. Тр. САГУ, сер. VIIIб, ботаника, вып. 28. Ташкент.

Andres H. (1914). Piroleen-Studien. Beiträge zur Kenntnis der Morphologie, Phytogeographie und allgemeinen Systematik der Pirolaceae. Verhandl. des Bot. Vereins d. Prov. Brandenburg, Bd. LVI.
Arldt Th. (1907). Die Entwicklung der Kontinente und ihrer Lebewelt. Leipzig.
Arldt Th. (1922). Handbuch der Paleogeographie. Bd. 2, Leipzig.
Baillon H. (1891). Monographie des Ebenacées, Oleacées et Sapotacées. Histoire des Plantes. Paris.
Berry E. (1930). The past climate of north Polar Region. Smithsonian Miscell. Collect., vol. 82, Nr. 6, Washington.
Berry E. W. (1931). Revision of the Lower Eozene Wilcox Flora of the Southeastern States. Geol. Surv. Prof., Pap. 156.
Berry E. W. (1934). Former Land Connection between Asia and North-American as indicated by the Distribution on Fossil Trees. Proc. V Pacif. Sci. Congr. Canada. Toranto, IV.
Berkey Ch. and F. Morris. (1927). Geology of Mongolia. Nat. biol. of Central Asia, vol. II.
Brooks A. H. (1906). Geography and Geology of Alaska. US Geol. Surv. Prof., Pap. 45.
Chaney R. W. (1937). The Book of Ten Thousand Volumes (The Fossil Bearing Shales of Shantung.), Carnegia Inst. Washington. New Serv. Bull., IV, Nr. 19.
Chaney R. W., C. Condit, D. J. Axelrod. (1944). Pliocene Floras of California and Oregon. Washington.
Dall W. H. and G. D. Harris. (1892). Neogen. US Geol. Surv. Bull., Nr. 84.

Dawson G. M. (1894). Geological notes on some of the coasts and islands of Bering Sea and vicinity. Bull. Geol. Soc. Amol., vol. 5.
Depape G. (1932). La flore tertiaire du Wei Tchang. Publ. du Mus. Hoangho Paiho, Nr. 6.
Diels J. (1905). Beiträge der Flora des Tsin-ling-schan. Engl. Bot. Jahrb., Hf. 5, Beibl., Nr. 82.
Diels J. (1916). Käferblumen bei den Ranales und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Angiospermen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XXXIV.
Endo S. (1934). The Geological Age of the Fu-schun Group, South Manchuria. Отд. оттиск из «The Proceeding of the Imperial Academy», vol. X, Nr. 8.
Endo S. (1935). Vegetation of Japanese Islands in the Latest Geological. (По рефер. А. Н. Криштофовича в Палеонтол. обозр., изд. АН СССР, 1940, № 3.
Endo S. (1938). On fossil plants from the environs of Sendai. Geol. Soc. Japans, 45, Nr. 11—12. (По рефер. А. Н. Криштофовича в Палеонтол. обозр., изд. АН СССР, 1940, Nr. 2).
Engler A. (1879). Versuch einer Entwicklungsgeschichte der extratropischen Florengebiete der nördlichen Hemisphäre. Leipzig.
Engler A. (1926). Geographische Verbreitung der Coniferen. Engler-Prantl., Bd. 13.
Florin R. (1922). Zur alttertiären Flora der Südlichen Mandschurei. Paleontol. Sinica, Ser. A, Bd. I, fasc. 1.
Gray Asa (1840). Siebold's Flora of Japan. Amer. Journ. Sci. a. Arts, vol. 39.
Gray Asa (1859). Diagnostic Characters of New Species of Phaenogameus Plants, collected in Japan by Charles Wright..., with Observation upon the Relations of the Japanese Flora to that of North America and of other parts of the Northern Temperate Zone. Mem. Acad. Sci. a. Arts, vol. VI.
Hallier H. (1912). Ueber frühere Landbrücken Pflanzen- und Völkerwanderungen zwischen Australien und America. Medeb. van's Rijks Herbarium, Nr. 13, Leiden.
Hallier H. (1924). Stammbaum des Pflanzenreiches in Reinhardt von Nebelfleck zum Menschen. III. Aufl., München.
Handel-Mazzetti H. (1929). Die Subgenera, Sektionen und Subsektionen der Gattung *Lysimachia* L. Pflanzenareale. Reihe 2, Hf. 5. Jena.
Heer O. (1869). Flora fossilis alaskana, vol. VIII, Zürich.
Heer O. (1869—1883). Flora fossilis arctica. Vol. II, 1869—1871; vol. III, 1874; vol. V, 1878; vol. VII, 1883, Zürich.
Heer O. (1878). Beiträge zur fossilen Flora Sibiriens und des Amurlandes. Abt. VI. Mém. Acad. Sci. St. Petersb., ser. VII, vol. XXV.
Hollick A. and G. S. Martin. (1930). The Upper Cretaceous Flora of Alaska. Geol. Surv. Prof., Pap. 159.
Hollick A. (1936). The tertiary Floras of Alaska. Geol. Surv. Prof., Pap. 182.
Hulten E. (1937). Flora of the Aleutian Islands. Stokholm.
Irmscher E. (1922). Pflanzenverbreitung und Entwicklung der Kontinente. Mitt. Inst. allg. Bot. in Hamburg, Bd. V.
Knowlton F. H. (1886). Alaskan Plants. Bot. Gaz., vol. II.
Knowlton F. H. (1922). The Laramie Flora of the Denver Basin. US Geol. Surv. Prof., Pap. 130.
Knowlton F. H. (1923). Revision of the flora of the Green River Formation. US Geol. Surv. Prof., Pap. 131.
Knowlton F. H. (1927). Plants of Past. Princeton.
Knuth R. (1930). *Oxalidaceae*. Das Pflanzenreich. Herausgeg. von Engler, Bd. IV.
Koehne E. (1898). *Lythraceae* in Engl. u. Prantl. Pflanzenfam., Bd. III, Nr. 7, Leipzig.
Köppen W. und A. Wegener. (1924). Die Klimate der geologischen Vorzeit. Berlin.
Krassan F. (1886). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der mitteleuropäischen Eichenformen. Engl. Bot. Jahrb., Bd. VII.
Krassan F. (1887). Zur Geschichte der Formenentwicklung der Roburoiden Eichen Engl. Bot. Jahrb., Bd. VIII.
Krause K. (1868). *Araceae-Calloideae*. Das Pflanzenreich, herausgeg. von. Egnler, Bd. IV, 2313.
Lingelsheim A. (1920). *Oleaceae-Oleoideae-Fraxineae* und *Oleaceae-Oleoideae-Syringeae*. Das Pflanzenreich, herausgeg. von Engler, IV, 172.
Loesener Th. (1900). Uebersicht über die bis jetzt bekannten chinesischen *Celastraceen*. Engl. Bot. Jahrb., Bd. XXI.
Miki G. (1937). On the change of flora of Japan since the Upper Pliocene and the floral composition at the present. Japan. Journ. Bot., vol. IX, Nr. 21.
Miki S. (1938). On the change of flora of Japan since the Upper Pliocene. Jap. Journ. Bot., vol. IX, Nr. 8.

Miquel F. A. (1867—1868). Sur les affinités de la flore du Japan avec celles de l'Asie et de l'Amérique du Nord. Adansonia, vol. VIII.
Miquel F. A. (1867—1868). Sur le caractère et l'origine de la flore du Japan. Adansonia, vol. VIII.
Nathorst A. G. (1883). Flore fossile du Japan.
Nathorst A. G. (1888). Zur fossilen Flora Japans. Paläontologische Abhandlungen von Dames und Kayser., Bd. IV, Hf. 3.
Nowak J. (1912). Wissenschaftliche Ergebnisse der Expedition nach dem Sichota-Alin. Ueber miozäne Pflanzenreste aus dem Sichota-Alin. Bull. Intern. de l'Acad. des Sci. de Cracovie.
Pax F. (1885—1886). Monographie der Gattung *Acer*. Engl. Bot. Jahrb., Bd. VI, 1885; VII, 1866.
Pax F. (1902). *Aceraceae* in Engler's Pflanzenreich, Bd. IV, Nr. 8.
Pax F. (1926). *Acer* in Hanning und Winkler. Die Pflanzenareale, Bd. I, Nr. 1.
Pilger R. (1926). Gymnospermen. In Engler-Prantl. Natürliche Pflanzenfam., Bd. 13. Leipzig.
Potonié H. (1902). Lehrbuch der Planzenpaleontologie. I. Aufl., Berlin.
Potonié H. — V. Gothan. (1921). Lehrbuch der Paleobotanik. 2. Aufl., Berlin.
Prain D. (1906). A Rewiew of the genera *Meconopsis* and *Cathartia*. Ann. Bot., October.
Radlkofer L. (1896). *Sapindaceae*. In Engl. und Prantl. Pflanzenfam., III, 5, Leipzig.
Russel L. S. (1930). Upper Cretaceous Dinosaur Faunag of North Amerika. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 69, Nr. 4.
Saportá G. et A. F. Marion. (1881—1885). L'évolution du règne végétal. Paris.
Schmalhausen J. (1890). Wissenschaftliche Resultate zur Erforschung des Janalandes und der Neusibirischen Inseln, Ser. VII, Bd. XXXVII, Nr. 5.
Schneider C. K. (1905). Die Gattung *Berberis*. Bull. de l'Herbier Boissier.
Shikama T. (1938). On the Kobe Formation and its Flora. Journ. Geol. Soc. Tokyo, vol. 45, Nr. 539. (По рефер. А. Н. Криштофовича в Палеотол. обзор., изд. АН СССР, 1940, № 3.)
Smith J. P. (1919). Climatik Relations of the Tertiary Quaternary fauna of the California region. Proc. Californ. Acad. Sci., vol. 9, Nr. 4.
Studt W. (1926). Die heutige und frühere Verbreitung der Koniferen und die Geschichte ihrer Arealgestaltung. Hamburg.
Thomas H. H. (1925). The *Caytoniales* a new Group of Angiospermous Plants from the Jurassic Rocks of Yorkshire. Trans. Roy. Soc. London, vol. 213.
Walton J. (1940). An introduction to the Study of fossil Plants.
Ward L. F. (1887). Types of Laramie Flora. US Geol. Surv., bull. 37.
Wegener A. (1925). Die Entstehung der Kontinente und Ozeane. 3. Aufl., Braunschweig.
Wettstein R. (1935). Handbuch der systematischen Botanik. 4. Aufl., Leipzig und Wien.
White D. (1929). Flora of the Hermit Shale. Grand Canyon. Arizona. Carnegie Inst. Publ., 405.
Wilson E. H. (1916). The Coniferes and Taxads of Japan. Cambridge.
Wilson E. H. (1926). Taxads and Conifers of Junnan. Journ. Arnold. Arboret., vol. VII,
Yokayama M. (1910). Climatic Changes in Japan in the Pliocene Epoch. Journ. Coll. Sci., vol. XXXII, art. 5.
Zeiler R. (1900). Eléments de paléobotanique. Paris.
Zeiler R. (1907). Les végétaux fossiles et leurs enchainements. Rev. du Mois, Paris.

Ленинград
Ботанический институт АН СССР

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ

Abies Hill. 20, 22, 23, 28, 392, 393, 412, 430
— alba Mill. 300
— brachyphylla Max. 395
— firma S. et Z. 24
— gracilis Kom. 396
— holophylla Max. 369, 370, 372
— homolepis S. et Z. 395
— Kawakamii (Hayata) Yto 395
— Macçlurii Heer 411
— Mariesii Mast. 25, 395
— nephrolepis Max. 376
— sachalinensis Mast. 364, 396
— sibirica Ldb. 420
— Veitchii (Helk. et Host.) Lindl. 396
— sp. 409, 415
Acanthopanax Miq. 19
— ricinifolium Seem. 416
— sessiliflorum (Rupr. et Max.) Seem. 371
Acer L. 9, 12, 18, 21, 23, 24, 26, 38, 48, 52, 54, 350, 384, 404, 410, 412, 414, 415, 418, 427, 446
— ambiguum Heer 300, 408
— amurense Pojark. 18, 407
— arcticum Heer. 10, 402, 405, 412
— barbinerve Max. 369
— crataegifolium S. et Z. 416
— diabolicum Blume 416
— grahamense Kn. et Cock. 443
— Henryi Pax. 141
— macrophyllum Pursh. 409, 443
— manshuricum Max. 369
— Nordenskiöldii (Nath.) Schmalh. 414, 416
— Osmontii Kn. 443
— palaedistylum Endo 412
— palmatum Thunb. 413, 416
— Paxii Nath. 409
— pictum Thunb. 21, 413, 416
— pliocenicum Chaney 141, 142
— pseudosieboldianum Kom. 309
— sachalinense Heer 408
— Semenowii Rgl. et Herd. 24
— taikunense Chaney 24, 142
— tegmentosum Max. 376
— trilobatum (Sternb.) A. Br. 408, 413
— ukurunduense Trautv. et Mey 373, 376
— sp. 18, 402, 403, 405, 407, 411
Aceraceae 384
Achariaceae 145
Aconitum L. 267, 334, 345, 348, 356, 391
— alboviolaceum Kom. 371
— altaicum Steinb. 276
— biflorum Fisch. 276
— Paskoy Worosch. 276
Aconitum rotundifolium Kar. et Kir. 345
— Smirnovii (Sukacz.) Steinb. 296
Acridocarpus Guill. 198
Acrostichum aureum L. 363
— sp. 405, 407
Actinidia Lindl. 18, 26, 33, 386
— arguta Planch. 370, 372
— kolomicta Max. 376
— Nathorstii Baik. 18, 405
— polygama Miq. 370
Actinothuidium Hookeri (Mitt.) Broth. 397
Adenophora Fisch. 391
— sublata Kom. 374
Adiantum capillus veneris L. 465
Adonis L. 355, 391
Adoxa moschatellina L. 420
Aegopodium Knaut. 391
Aellenia Ulbrich 158
Aesculus L. 25
— sp. 411
Agathis Salisb. 55
Agathophora Bge. 158
— alopecuroides (Del.) Fenzl. 182
Agavaceae 144
Agrimonia pliocoenica Szaf. 23
Agriophyllum MB. 157, 164
— arenarium MB. 164
— gobicum Bge. 149, 152, 155, 164, 188
Agropyrum angustiglume Nevski 298
— cristatum (L.) Gaertn. 291—294, 296, 376, 421
— geniculatum (Trin.) Korsh. 276
— Gmelini Schrad. 276
— imbricatum (M. B.) Roem. et Schult. 292
— jacutorum Nevski 421, 425
— Komarovii Nevski 265
— propinquum Nevski 265
— pseudoagropyrum Franch. 262, 296, 376
Agrostis mongholica Roshev. 278
Ailanthus Desf. 22, 23
— asiatica Endo 412
— Confucii Ung. 18, 141, 405
Aizoaceae 145
Ajania P. Pol. 206, 207
— glomerata P. Pol. 206
— fastigiata P. Pol. 206
— fruticulosa P. Pol. 206
— furcata P. Pol. 206
— insulana P. Pol. 206
— junnanica P. Pol. 206
— leontopodioides P. Pol. 206
— manshurica P. Pol. 206
— Pallasiana P. Pol. 206

Ajania Potaninii P. Pol. 206
— Przewalskii P. Pol. 206
— salicifolia P. Pol. 206
— senjavinensis P. Pol. 206
Alangium Lam. 19, 20
— tiliaefolium (A. Br.) Krysht. 19
— sp. 407
Albizzia Durazz. 22
Alchimilla altaica Juz. 276
Alexandra Bge. 158, 185
Alhagi L. 54
Allenrolfea O. Ktze. 144
Allium L. 253, 267, 277, 353
— ambiguum DC. 289
— amphibolum Ldb. 276
— clathratum Ldb. 276, 296
— Fischeri Rgl. 265
— Krylovii K. Sobol. 268, 269, 294, 306
— leucocephalum Turcz. 269
— mongolicum Rgl. 269
— polyrrhizum Turcz. 147
— pumilum Vved. 269
— Schischkinii K. Sobol. 268, 269, 306
— schoenoprasum L. 296
— senescens L. 426
— splendens Willd. 426
— Stellerianum Willd. 262
— tenuissimum L. 269, 276, 292—294
— tyttocephalum Roem. et Schult. 269
Alnaster fruticosus (Rupr.) Ldb. 419
— kamtschaticus (Call.) Jarm. 396
— Maximowiczii (Call.) Jarm. 396
Alnus Gaertn. 9, 10, 19, 21, 22, 25, 31, 47, 48, 58, 300, 377, 393, 412, 415, 416, 418, 427, 428, 430, 433, 435, 446
— carpinoides Lesq. 409, 443
— cordifolia Tenore 300
— corylifolia Lesq. 411
— fruticosa Rupr. 379
— glutinosa (L.) Gaertn. 300
— japonica S. et Z. 363, 371, 416, 417
— Kefersteinii (Goepp.) Ung. 402, 405, 406, 408—410, 412, 415, 443
— rostratum Ung. 409
— serrulata (Michaux) Willd. 413
— sp. 300, 409, 411, 443
Aloe L. 145
Alopecurus glaucus Less. 266
— pratensis L. 296
Alyssum biovulatum N. Busch 292
— lenense Adams 426
Amelanchier Wognii Chaney 142
Ammodaucus Coss. et Dur. 146
Ammodendron Fisch. 153
Amygdalus persicifolia Web. 413
Anabasis L. 145, 158, 160
— Abolinii Iljin 160
— affinis F. et M. 160
— africana Mur. 160
— annua Bge. 160
— aphylla L. f. 155, 161
— brevifolia C. A. M. 147, 148, 159, 160, 162, 186, 263, 302
— — — ssp. arenicola Iljin 160
Anabasis elatior (C. A. M.) Schischk. 160, 161, 287, 302
— eriopoda (Schrenk) Benth. 162
— glaucocaulon M. Pop. 161
— gypsicola Iljin 161
— hispidula (Bge.) Benth. 161
— iranica Iljin 160
— jaxartica (Bge.) Benth. 161
— Korovini Iljin 161
— lutea (Del.) Moq.-Tand. 160
— micradena Iljin 160
— Pelliotii P. Danguy 160
— ramosissima Minkw. 162
— salsa (C. A. M.) Benth. 161, 162
— setifera Moq. 160
— turgaica Iljin et H. Krasch. 160
Anacardiaceae 47
Andromeda Gravana Heer. 406
— polifolia L. 419, 423
Androsace L. 320, 326, 331
— dasyphylla Bge. 265, 286, 291
— Lehmanniana Spreng. 291, 296
Aneimia Sw. 17, 54, 404
Aneimia amurensis Krysht. 18
— cf. elongata (Newb.) Hollick 402
Anemone L. 346, 391
— narcissiflora L. 345
— silvestris L. 425
— udensis Trautv. et Mey 376
Anthochlamys Fenzl. 157, 164
Aphragmus involucratus (Bge.) Schultz 271
Apocynum venetum L. 153
Aquilegia brevicalcarata Kolok. 276
— glandulosa Fisch. 266
— parviflora Ldb. 421
— sibirica Lam. 298
— viridiflora Pall. 265, 291
Arabis pendula L. 425
Aralia L. 12, 15, 16, 33, 404, 410
— lucifera Krysht. 381
— manshurica Rupr. et Max. 369
— Polevoji Krysht. 402
— cf. Saportana Lesq. 402
— Tikhonovichii Krysht. 402
Araliaceae 10, 390, 398
Araucaria Juss. 50, 55, 58, 392, 398
— bladenensis Berry 402
Araucariaceae 47, 59
Arctogeron gramineus L. 296
Arctophila Rupr. 384
Arctostaphylos uva ursi (L.) Spr. 421
Arctous alpina (Sprgl.) Nied. 421, 424
Arenaria graminifolia Schrad. 425
— Meyeri Edgew. et Hook. 265
Arisaema amurensis Max. 371
— japonica Blume 370
Aristida adscensionis L. 147
— pennata Trin. 155
Armeniaca manshurica (Koehne) Kom. 374, 375
Artemisia L. 5, 47, 54, 58, 62—65, 76—78, 93, 105, 106, 108, 111, 204, 206, 267, 271, 357, 389
— abrotanum L. 72—74, 78

Artemisia absinthium L. 112, 113, 115
— Adamsii Bess. 70—72, 74
— afra Jacq. 77, 78
— ajnorum Krasch. 91, 92, 99
— akbaitalensis O. Fedtsch. 114
— alascana Rydb. 108
— altaiensis Krasch. 83—85, 89, 271
— androsacea Seem. 100, 113
— anethifolia Web. 116, 117
— — Fisch. var. macrocephala F. Schmidt 114
— anethoides Mattf. 116, 117
— annua L. 122, 123
— apiacea Hance 127
— arborescens L. 111
— arenaria DC. 155, 205
— argentea L' Hérit. 111, 113
— argyrophylla Ldb. 88, 90, 91, 94, 99, 271, 272, 294
— armeniaca Lam. 82, 104
— Aschurbajevii C. Winkl. 91, 94, 99
— Assoana Willd. 102
— aurata Kom. 124, 125
— australis Less. 78
— austriaca Jacq. 94—96 var. barabensis Serg. 96
— Besseriana Ldb. 107
— — var. integrifolia Ldb. 107
— — var. triloba Ldb. 107
— biennis Willd. 121—123
— blepharolepis Bge. 123, 124
— brachyloba Fransh. 71
— caespitosa Ldb. 96—99, 271
— californica Less. 78
— campestris L. 149, 152—154
— camphorata Vill. 76
— canariensis Less. 111, 113
— carvifolia Buch.-Ham. 124, 127
— caucasica Willd. 102
— chamamaelifolia Vill. 74—77
— chamomilla C. Winkl. 120, 121
— changaica Krasch. 205
— chinensis L. 106
— commutata Bess. 205, 262, 425
— cuspidata Krasch. 96, 97, 99
— Czekanovskiana Trautv. 91
— Dalai lamae Krasch. 83—85
— depauperata Krasch. 271, 272, 291, 296, 307
— dolosa Krasch. 205
— dracunculus L. 205
— Falconeri C. B. Clarke 109, 110
— fastigiata C. Winkl. 206
— Freyniana (Pamp.) Krasch. 70
— frigida Willd. 86—90, 94—96, 99, 104, 204, 292—294, 296, 426
— — ssp. Willdenowiana (Bess.) Krasch. 87, 88, 104
— furcata MB. 206
— Genipi Weber. 102
— Giraldii Pamp. 205
— glabella Kar. et Kir. 83—85
— glacialis L. 102, 105
— glauca Pall. 205
— globosa Krasch. 205
— globularia Chamiss. et Bess. 206
Artemisia glomerata Ldb. 100, 105
— — — ssp. curilensis (Spr.) Krasch. 105
— Gmelini Web. 68, 69, 79
— — var. latiloba Ldb. 69
— Griffithiana Boiss. 113
— Grossheimii Krasch. 102
— Hedini Ostenf. 121
— heterotricha Turcz. 83
— hololeuca MB. 103
— incarnata Franch. 118, 119,
— insulata Krasch. 206
— jacutica Drob. 114, 115, 265
— Klementzae Krasch. 205
— Klotzchiana Bess. 122
— Korotkyi Krasch. 116, 117
— Kruhsiana Bess. 107, 108, 422
— Kryloviana Steinb. 114
— kulbadica Boves 112, 113
Kuschakeviczii C. Winkl. 96, 98, 99
— laciniata Willd. 67, 80, 81
— lagocephala Fisch. 106—108
— — — var. Besseriana (Bess.) Pamp. f. α integrifolia (Ldb.) Pamp. 107
— — — var. Tafielii Pamp. 108
— lagopus Fisch. 100
— — — ssp. abbreviata Krasch. 100
— latifolia Ldb. 67, 104
— laxa (Lam.) Fritsch. 102, 105
— leontopodioides Fisch. 206
— litophila Turcz. 107
— macrantha Ldb. 70, 74
— macrocephala Jacquem. 113, 114, 265
— magellanica Schultz-Bip. 121
— maritima L. 155
— Martjanovii Krasch. 73, 84
— medioxima Krasch. 67
— melanolepis Boiss. 91, 96
— Mertensiana Ballr. 80
— minor Jacqem. 91, 96
— mongolica Fisch. 264, 279
— mongolorum Krasch. 264, 279, 280
— multicaulis Ldb. 116, 117
— Mutellina Vill. 102
— naronitana Vis. 73
— nitens (Stev.) Krasch. 92, 93
— nitida Bertol. 102
— Nortonii Pamp. 110
— obtusiloba Ldb. 83, 85, 265
— — var. fruticulosa Ldb. 84, 89
— — var. glabra Ldb. 84, 85
— — var. gracilis Ldb. 84
— oelandica (Bess.) Krasch. 82
— orientalis Willd. 95
— Pallasiana Fisch. et Bess. 206
— palustris L. 124, 125
— paniculata Lam. 72
— pectinata Pall. 124—127, 147, 206
— — — var. typica Pamp. 126
— — — var. yunnanensis Pamp. 126
— pedemontana Balbis 102
— persica Boiss. 75—77
— — var. subspinescens Boiss. 76
— petraea Turcz. 89, 90, 94
— petrosa (Baumg.) Jan. 102
— phaeolepis Krasch. 265
— pontica L. 70, 71, 74, 75, 78

Artemisia procera Willd. 72—74
— — var Visiniana Bess. 73
— proceriformis Krasch. 72, 74
— pubescens Ldb. 425
— pycnorrhiza Ldb. 205
— rupestris L. 79, 80, 89
— — — var. alpina Kryl. 80
— — — var. oelandica Bess. 80
— — var. thuringiaca Wallr. 80
— rutaefolia Steph. 108, 110, 263
— — — ssp. Duenlunica Karsch. 110
— sacrorum Ldb. 67, 68, 70, 71, 421
— — var. intermedia Ldb. 68
— — var. latiloba Ldb. 68, 69
— — Ldb. var. latiloba Ldb. f. Freyniana Pamp. 69
— — var. minor Ldb. 68
— — var. santolinifolia (Turcz.) Pamp. 68
— samojedorum Pamp. 114, 115
— santolinifolia Turcz. 68—70, 276, 289, 291
— Saposhnikovii Krasch. 205
— Schmidtiana Max. 91—93, 99
— Schochii Mattf. 127
— scoparia W. et K. 425
— senjavinensis Bess. 10, 206
— sericea Web. 89—94, 99, 426
— — var. nitens DC. 91
— — var. nitens DC. f. Ledebourii Pamp. 93
— — var. Pallasiana Bge. 90
— — var. turkestanica C. Winkl. 94
— Sieversiana Willd. 112—115
— — var. septentrionalis Pamp. 114
— songorica Schrenk. 205
— sphaerocephala Krasch. 205
— splendens Willd. 102
— Stechmanniana Bess. 75
— Stelleriana Bess. 106
— subgentinea Krasch. 83, 84
— subviscosa Turcz. 82—84
— — — ssp. heterotricha Krasch. 83
— succulenta Ldb. 117, 118
— Tafelii Mattf. 108
— tanacetifolia L. 82, 265
— terrae alba Krasch. 76
— Thomsoni C. Clarke 205
— Thunbergiana Max. 127
— togusbulakensis B. Fedtsch. 76
— Tournefortiana Rchb. 120, 121, 123
— Triniana Bess. 100
— Turczaninoviana Bess. 108, 109
— vestita Wall. 68, 77, 78
— viridis Willd. 80
— Wellbyi Hemsl. et Pears. 88, 205
— xanthochroa Krasch. 205
— xerophitica Krasch. 88, 99, 147, 204
— xylorrhiza Krasch. 88, 205
— Younghusbandi J. R. Drumm. 88, 89
— yunnanensis (Pamp.) Krasch. 126
Artemisiastrum Pol. 206
Arthrophytum Schrenk 158
Arthrotaxis Endl. 366
Aruncus silvester Kostel. 372, 419
Arundo L. 446
— pseudogoeppertii Berry 405
Arundo cf. reperta Grunow. 409
Asclepiadaceae 145
Asperula Maximoviczii Kom. 373
Aspidium sp. 413
— Meyeri Heer 407
— Oerstedtii Heer 402
Aspidopteris A. Juss. 198
Asplenium L. 365, 404
— anagrammoides H. Christ. 364
— coloradense Kn. 18
— Czekanowskianum Heer 405
— Dicksonianum Heer 402, 404, 414
— nauckhoffianum Heer 404
— Sarelii Hook 283, 284
— — var. altajense Kom. 283
Aster L. 280
— alpinus L. 296, 421
Asterothamnus (Turcz.) Novop. 264, 280, 302
— heteropappoides (Turcz.) Novop. 264, 279, 280
— poliifolius (Turcz.) Novop. 264, 279, 280
Astragalus L. 155, 267, 303, 320
— altaicus Willd. 152, 292
— austrosibiricus B. Schischk. 262
— brevifolius Ldb. 271, 291
— dasyglottis Fisch. 425
— laguroides Pall. 278, 294
— lupulinus Pall. 278
— melilotoides Pall. 152
— monophyllus Bge. 264, 279, 294
— multicaulis Ldb. 276
— petropylensis Bge. 276
— secundus DC. 262
— stenoceras C. A. M. 426
— vaginatus Pall. 425
Astrocodon expansus (Rud.) Fed. 385, 422
Athyrium Roth. 364, 365
— filix femina (L.) Roth. 366
— pterorachis H. Christ. 364, 365
— rubripes Kom. 363
Atragene L. 391
— ochotensis Pall. 376
Atraphaxis bracteata A. Los. 152
— lanceolata Meissn. 153, 154
— pungens Jaub. et Spach. 263, 291
Atriplex L. 170
— amblyostegia Turcz. 170
— cana C. A. M. 170
— centralasiatica Iljin 170, 187
— hastata L. 170
— laevis C. A. M. 170
— megalotheca M. Pop. 170, 187
— patens Iljin 170
— sibirica L. 170, 187
— tatarica L. 170
Augea Thunb. 145
Austrobassia Ulbr. 145
Avenastrum Jessen 290
— desertorum (Less.) Podp. 291
— mongolicum Roshev. 291
— Sohellianum (Hack.) Roshev. 376, 425

Baiera Fr. Br. 35
Balanites Delile 189—191

Balanites aegyptiaca Delile 190
— Manghainii Spague 190
— Tieghemii A. Ch. ev. 190
Balanocarpus Bedd. 190
Banisteria L. 198
Banksia L. f. 412
— Saifordii (Lesq.) Berry 412
Batramiopsis Lescurii (James) Card. et Ther. 397
Bauhinia L. 415
— cretacea Newberry 402
Berberidaceae 30, 385, 443
Berberis L. 24, 29, 385
— heteropoda Schrenk 286, 296, 304
— sibirica Pall. 286
Berchemia Neck. 22, 24
Bergenia Moench. 447
Betula L. 9, 19, 22, 24, 30, 31, 47, 48, 58, 325, 388, 393, 409, 412, 418, 433, 435, 436, 446
— alba L. 416
— Brongnartii Etting. 407, 408, 413
— Cajanderi Sukacz. 419
— corylifolia Rgl. et Max. 388
— costata Trautv. 369, 378
— dahurica Pall. 373, 388
— Demetrii Ig. Vassil. 420
— elliptica Sap. 408, 411
— Ermani Cham. 378, 396, 413, 443, 445
— exilis Sukacz. 419
— extremiorientalis V. Vassil. 419
— globispica Shirai 388
— grandifolia Litw. 420
— cf. Iddingsii Knowlt. 18, 407
— lanata V. Vassil. 376, 377, 420
— lenta Willd. 300
— manshurica Nakai 373, 374
— microphylla Bge. 271
— — var. laciniata Baran. 271
— Middendorffii Trautv. et Mey 379, 419
— paraermani V. Vassil. 396
— prisca Etting. 406, 408—412
— sachalinensis Heer 408, 411
— Schmidtii Rgl. 388, 416
— Sokolowii Schmalh. 300
— sublenta V. Vassil. 416
— ulmifolia S. et Z. 377, 378, 396
— — var. kurilensis V. Vassil. 396
— sp. 23, 402, 409, 414, 430, 443
Betulaceae 47—49, 52, 54, 56, 58, 388
Bienertia Bge. 158, 185
Bignoniaceae 36, 50, 213
Biota D. Don. 366
Bixaceae 203
Borszowia Bge. 158
— aralocaspica Bge. 185
Brachanthemum DC. 206
Brachyphyllum A. Br. 35
Brachypodium villosum Drob. 421
Bromus irkutensis Kom. 276, 279
— sibiricus Drob. 298
Broussonetia L' Hérit. 22
Bruniaceae 145
Brunnera sibirica Stev. 262, 283
Buettneria tiliaefolia Presl. 411
Bulbostylis Kunth. 424
Bulnesia A. Gray 144
Bungea C. A. M. 207, 208
— trifida (Vahl.) C. A. M. 208
— vesiculifera (Herd.) Schischk. 208
Bupleurum L. 267
— densiflorum Rupr. 265, 286, 294
— Krylovianum B. Schischk. 276
— longeinvolucratum Kryl. 276
— Martjanovii Kryl. 276
— multinerve DC. 262, 288
— pusillum Kryl. 294, 296, 307
Burseraceae 197, 198
Buxaceae 47, 52, 53, 56
Buxus L. 24
— japonica Muell. Arg. 414

Cactaceae 47, 54
Calamagrostis koibalensis Steph. 262, 276
— Langsdorffii (Link) Trin. 372, 374, 419
— pappophorea Hack. 155
Calimeris altaica Nees. 153
Callianthemum isopyroides (DC.) Witasek 420
— sajanense Rgl. 276
Calligonum L. 155
— mongolicum Max. 149
— sp. 152
Callitris Vent. 366
Caltha L. 343, 344, 356
— palustris L. 344
Calypso borealis Salisb. 376
Camellia japonica L. 416
Campanumoea Blume 385
Camphorosma L. 164
— Lessingii Litw. 164
Camptosorus sibiricus Rupr. 365, 375
Canna L. 19
Capparidaceae 47, 203
Caragana Lam. 208, 293, 301
— Bungei Ldb. 271, 292—294
— chamlagu Lam. 386
— fruticosa (Bess.) Pall. 374
— jubata (Pall.) Poir. 375, 386
— pygmaea DC. 149, 262, 291—294, 301
— splendens Schischk. 262, 281, 292, 293, 301
Cardamine L. 325, 343, 344, 356
Carduus (Tourn.) L. 24
Carex L. 24, 320, 343, 356
— accrescens Ohwi 423, 424
— amgunensis F. Schmidt. 298, 303
— appendiculata (Trautv.) Kük. 420
— appropinquata Schum. 283
— caespitosa L. 423, 424
— canescens L. 259
— capitata L. 259, 296
— coriophora F. et M. 265
— curaica Kunth. 296
— diandra Schrenk. 259
— dichroa Freyn 296
— disperma Dew. 259
— displodens Pritz. 262, 276
— duriuscula C.A.M. 262, 291—293, 421
— elongata L. 283
— enervis C.A.M. 262
— flava L. 283

Carex globularis L. 419, 423, 424, 448
— humilis Leyss. 425
— irrigua Whlb. 259
— Karoi Freyn 260
— lanceolata Boott. 426
— limosa L. 259
— lugens Holm. 419, 423, 424
— macroura Meinsh. 296, 303
— melananthaeformis Litw. 264
— melanocarpa Cham. 421
— microglochin Whlb. 296
— Oederi Retz. 296
— orthostachys C.A.M. 262
— panicea L. 283
— pauciflora Lightf. 259, 448
— pediformis C.A.M. 289, 291, 425
— perfusca V. Krecz. 260
— praecox Schreb. 425
— pycnostachya Kar. et Kir. 286, 304
— sabulosa Turcz. 264
— stans Drej. 420
— stenantha Kük. 422
— supina Willd. 421
— tenuiflora Whlb. 259
— vulpina L. 283
— wiluica Meinsh. 423, 424
Carpesium eximium C. Winkl. 371
— triste Max. 371
Carpiniphyllum pyramidale Goepp. 411
Carpinus L. 9, 12, 22, 23, 25, 47, 48, 50, 52—54, 369, 373, 388, 393, 412, 414—416, 418
— betulus L. 300, 388
— cordata Blume 369, 373, 388
— grandis Unger 404, 406—413, 415
— laxiflora Blume 414
— subjaponica Nath. 416
— sp. 409
Carpolites rostratus Heer 408
Carya Nutt. 12, 13, 21—24, 389, 409, 416
— serraefolia Goepp. 413
— sp. 411
Caryophyllaceae 435
Caryopteris Bge. 216
— divaricata Max. 216
— Forrestii Diels 216
— glutinosa Rehd. 216
— grata Benth. 216
— incana (Thunb.) Miq. 216
— mongolica Bge. 152, 215, 216
— nepetaefolia (Benth.) Max. 216
— odorata (Hamilton) B. L. Robinson 216
— paniculata C. B. Clarke 216
— parvifolia Bat. 216
— siccanea W. W. Sm. 216
— tangutica Max. 216
— terniflora Max. 216
— trichosphaera W. W. Sm. 216
— Wallichiana Schau 216
Cassia lignitum Ung. 408
Cassiope D. Don. 320, 357
— ericoides G. Don. 421, 424
— Redowskiana G. Don. 422
— tetragona G. Don. 424
Castanea Mill. 9, 19, 22, 47—50, 52, 53, 56—58, 379, 402, 408
Castanea Kubinii Kovats 410, 411, 413
— sativa Mill. 416
— Ungeri Heer 406, 408, 411, 415
Castanopsis Spach. 22
Castilleja pallida Kunth. 425
Catalpa Scop. 22
Caulinites Sp. 405
Caulophyllum L. C. Rich. 385
Cedrela P. Br. 22
Cedrus Link 47, 49, 52, 54, 56, 58, 59
Celastrinites anadyrensis P. Kropotk. et E. Schatal. 404
Celastrophyllum Yokoyamai Krysht. 402
Celastrus L. 18, 404
— borealis Heer 408, 412
— flagellaris Rupr. 371
— lancifolia Rupr. 399
Celtis L. 24, 32, 33, 142
— australis L. 24
— Barbouri Chaney 142
— obliquifolia Chaney 409, 443
Centrolepidaceae 386
Cephalotaxopsis Fontaine 15, 404
— heterophylla Hollick. 404
— intermedia Holl. 402—404, 407
— magnifolia Fontaine 404
— microphylla Fontaine 403
Cephalotaxus S. et Z. 392, 397
— drupacea S. et Z. 395, 416
— Wilsoniana Hayata 394
Cerastium arvense L. 425
— cerastoides Britt. 259
— pauciflorum Bge. 261, 288
— undulatifolium Som. et Lev. 261
Cerasus Maximoviczii Rupr. 370, 376
Ceratocarpus arenarius L. 287, 292
Ceratophyllum L. 436
— incertum Berry 18, 405
Ceratopteris Brongn. 54
Ceratozamia Brongn. 31
Cercidiphyllum S. et Z. 16, 17, 22, 26
— ellipticum Newb. 18, 405
— japonicum S. et Z. 21, 413, 416
Cercis L. 22, 412, 415
— japonica Sieb. 415
— Wilcoxiana Berry 412
Cetraria chrysantha Tuck. 419
— nivalis (L.) Ach. 419, 421
— Richardsonii Hook. 419
Chaenomeles DC. 234
Chaerophyllum L. 24
Chamaecyparis Spach. 366, 392
— belgica Sap. et Mar. 12
— formosana Matsum. 394
— obtusa Sieb. et Zucc. 394
— — — — f. formosensis Hayata 394
— pisifera S. et Z. 394, 416
Chamaedaphne calyculata (L.) Moench. 419, 423, 448
Chamaenerion Adans. 398
Chamaerhodos Bge. 208
— altaica Bge. 278, 291
— sabulosa Bge. 265
Cheilanthes argentea (S. G. Gmel.) Ktze. 376
— Kuhnii Milde 376

Chenolea Thunb. 157
Chenopodiaceae 23, 47, 48, 54, 56, 58, 144—146, 149, 157, 159, 162, 185, 186, 188, 203, 260
Chenopodium L. 170
— acuminatum Willd. 152, 170, 187
— album L. 170
— aristatum L. 152, 171, 187
— botrys L. 170
— frutescens C. A. M. 188, 271
— glaucum L. 170
— hybridum L. 170
— jenissejense Allen et Iljin 172
— Karoi Allen 172, 187
— pamiricum Iljin 172
— prostratum Bge. 172
— urbicum L. 170
— Vachelii Hook et Arm. 170
— vulvaria L. 172
Chiazospermum Bernh. 208
Chitonia Moç. et Sessé 144
Chloranthus japonicus Sieb. 370
Chosenia Nakai 425, 432
— macrolepis (Turcz.) Kom. 372, 419, 425
Chrysanthemum L. 389
— Pallasianum Kom. 374
— sibiricum Fisch. 421
Chrysodium Fee 10, 363
Chrysosplenium L. 346, 348
— nudicaule Bge. 266
Cicuta virosa L. 24
Cinnamomum Blume 12, 23, 402, 403, 408—410, 412, 415, 446
— vamphora T. Nees et Eberm. 415
— polymorphum Heer 411
— Scheuchzerii Heer 408, 412
Circaea L. 398
— alpina L. 391
— lutetianoides Szafer 24
Cirsium igniarum Spreng. 294
— Schischkinii Serg. 271
Cissites Heer 10, 15
Cissus L. 12, 18, 403
— insularis Heer 408
Cladophlebis A. Br. 16
— frigida (Heer) Krysht. 402, 403
— septentrionalis Hollick 402
— sp. 404
Claopodium crispifolium (Hook.) Ren. et Card. 397
Clausia aprica (Steph.) Trotz. 291
Claytonia acutifolia Pall. 422
Clematis L. 391
— fruticosa Turcz. 152
— fusca Turcz. 141
Clematis Krylovii (B. Schischk.) K. Sobolevsk. 268
— pliocenicum Chaney 24, 141
— tangutica Korsh. 154
Clematoclethra (Franchet) Max. 385, 386
Cliffortia L. 210
Clintonia Rafin. 447
— udensis Trautv. et Mey. 376
Cobresia Pers. 320
— Bellardii (All.) Degland. 296
— filifolia C. B. Clarke 296, 421
Codonopsis Wall. 385, 386
— silvestris Kom. 385
— tangschen Oliv. 385
Coluria R. Br. 208
— geoides (Pall.) R. Br. 208, 276, 291
— longifolia Max. 208
Colutea (Tourn.) L. 18
Compositae 23, 47, 146
Comptonia Banks 9, 20, 283, 415
Comptoniphyllum Nath. 413
— Andersonii Carpentier 412
— japonicum Nath. 415
Coniferae 35
Coniogramma fraxinea (Don.) Diels 365, 367
Coniopteris sp. 140, 404
Conioselinum univittatum Turcz. 278
Convolvulus Ammannii Deser. 149, 292—294
Convolvulus Fischerianus V. Petr. 265
— tragacanthoides Turcz. 149
Coptis trifolia Salisb. 376
Corispermum L. 155, 164—166
— chinganicum Iljin 165, 187
— crassifolium Turcz. 426
— declinatum Steph. 165, 166, 217
— Dutreuilii Iljin 165, 188
— falcatum Iljin 165
— Gmelini Bge.
— heptapotamicum Iljin 165
— hyssopifolium L. 166
— Lehmannianum Bge. 165
— mongolicum Iljin 164, 188
— patelliforme Iljin 164, 188
— puberulum Iljin 164, 187
— sibiricum Iljin 426
— tibeticum Iljin 165, 188
— tylocarpum Hance 165, 166, 187
Cornulaca Del. 158
Cornus L. 412
— canadensis L. 376
— hyperborea Heer 409
— mas L. 20
— orbifera Heer 406
— Studeri Heer 408, 411
— sp. 405, 411
Corydalis L. 285, 320, 356
— ambigua Cham et Schlecht. 285
— — var. amurensis Max. 285
— capnoides (L.) Pers. 261
— filiformis Royle 261
— flavula (Raf.) DC. 261
— gigantea Trautv. et Mey 371
— Halleri Willd. 285, 286
— longipes DC. 261
— ochotensis Turcz. 261
— Raddeana Rgl. 261
— remota Fisch. 261, 283, 285, 286
— sibirica Pers. 261
— sp. 285
Corylus L. 19, 21—23, 47, 388, 393, 408, 412, 418, 428, 430, 432, 433, 435, 436, 445, 448
— avellana L. 300
— brevituba Kom. 369
— heterophylla Fisch. 369, 379

Corylus insignis Heer 411, 412
— Macquarrii (Forbes) Heer 406—410, 412, 443
— — — — var. macrophylla Heer 404
— manshurica Max. 369
— Sieboldiana Blume 416
— tsagajanica Pojark. 402
— sp. 403, 404, 409, 411, 414
Cotinus Adans 54, 56, 57
— elliptica Baik. 18, 405
Cotoneaster uniflora Bge. 296
Cotyledon fimbriata Turcz. 152
Crataegus L. 20, 38, 388
— Furuhjelmii Heer 408
Credneria Zenk. 16, 402
— grewiopsoides Hollick 404
— inordinata Hollick 403, 404
— intermedia Hollick 404
— spatiosa Hollick 403
— (Platanus) sp. 402
Crepis Pallasii Turcz. 278
Crossosomataceae 144, 203
Crossostephium Less. 78, 106, 111, 206, 389
— artemisioides Less. 106
— chinense Makino 78
Cruciferae 146, 342, 344
Cryptogramma acrostichoides R. Br. 364
Cryptomeria D. Don. 366, 392
— japonica D. Don. 416
Cucurbitaceae 390
Cunninghamia R. Br. 17, 366, 392
— elegans Corda 401
— Kawakamii Hayata 394
— Konischii Hayata 394
Cupania longipes Heer 408
Cupressaceae 47—49, 54, 56, 58, 366, 393
Cupressinoxylon (Glyptostrobus) neosibiricum Schmalh. 407
Cycadaceae 49, 59
Cycadeoidea Buckland 140
— ezoana Krysht. 414
— nipponica Endo 414
Cycas L. 403, 408, 410
— Steenstrupii Heer 402
Cyclocarya cycloptera Iljinskaja 141
Cyclophorus lingua (Thunb.) Desv. 376
Cydonia Mill. 415, 416
Cymbaria L. 207, 301
— borysthenica Pall. 279
— dahurica L. 207, 208, 262, 278, 279, 294
— mongolica Max. 207, 279
Cymbochasma Klok. et Zoz 207, 208
— borysthenica (Pall.) Klok. et Zoz 208
Cynanchum mongolicum Hemsl. 152
— pubescens Bge. 152
— sibiricum Willd. 152
Cyparissidium Heer 15
Cyperaceae 386, 409, 424
Cyperacites sp. 142
Cyperites cf. tricarinatus Velen. 405
Cyperus L. 424
Cystopteris sudetica A. Br. 420

Dammara (Rumph.) Lam. 12, 16
— Tollii Schmalh. 407
Daphne personiaeformis Weber 408
Dasiphora Raf. 209
Dasypogon R. Br. 145
Delphinium L. 334, 345, 346, 348, 356
— Brunonianum Royle 345
— grandiflorum L. 265
— Maackianum Rgl. 261, 283, 285
— oreophilum Huth. 345
Dentaria L. 326
— sibirica (Schulz) N. Busch. 283
Deschampsia koelerioides Rgl. 296
Deutzia Thnb. 415
Dewalquea S. et M. 10
Dianthus ramosissimus Pall. 263
— repens Willd. 421
— versicolor Fisch. 262, 292, 298
Diapensia L. 320, 357, 384
Dicentra peregrina (Rud.) Fedde 422
Dicksonia L'Hérit. 54
— conferta Heer 404
Didymanthus Endl. 145
Diervilla Middendorffiana Carr. 376
Dillenia L. 385
Dilleniaceae 31
Diospyros L. 22, 413, 415, 416
— anceps Heer 411
— brachysepala A. Br. 300, 410, 411
Diospyros ficoides Lesq. 405
— protokaki Endo 412
— sp. 407, 411
Diplachne songorica Roshev. 260, 285, 304
— squarrosa (Trin.) Max. 292—295
Diphylleia L. C. Rich. 385
Dipsacaceae 435
Dipteridaceae 16
Disporum smilacinum A. Gray 371
Dissocarpus F. Muell. 145
Dombeyopsis Ung. 10, 12
— sp. 404
Dontostemon Andrz. 208
— crassifolius Bge. 147
— micranthus (DC) C. A. M. 208
— perennis (Steud.) C. A. M. 208
Draba Dill. 320—322, 324, 326, 339—342, 346, 357
— lanceolata Royle 259
— mongolica Turcz. 265, 291
— sibirica (Pall.) Thell. 289, 291
Dracocephalum L. 267, 421
— argunense Fisch. 374
— discolor Bge. 286, 291
— foetidum Bge. 292
— fragile Turcz. 268, 270
— fruticulosum Steph. 264, 279
— moldavica L. 152
— origanoides Steph. 271
Dracocephalum palmatum Steph. 421
— peregrinum L. 294
— Ruyschiana L. 425
Drepanolepis Nathorst 17
— amurensis Krysht. 402
Drosera L. 29
Dryandra R. Br. 34
Dryas L. 320, 357, 384, 421
Drymis Juss. 29
Dryophyllum S. et M. 10, 52, 58
— Dewalquei Saporta et Marion 412

Dryophyllum tennesseensis Berry 412
Dryopteris Adans. 365
— cladophleboides Lesq. 402
— crassirhizoma Nakai 372
— filix mas (L.) Schott 365, 366
— fragrans Schott 375, 422
— phegopteris (L.) C. Christ. 364, 365
— thelypteris A. Gray 364
Dulichium Pers. 24
Dupontia R. Br. 384
Duriala Boiss. et Reut. 145

Echinocactus Link 145
Echinopanax Dcne. et Planch. 447
— elatum Nakai 364, 423
Echinops Gmelini Ldb. 152
— humilis M. B. 265
— Turczaninovi Ldb. 152
Echinopsilon Moq. 163
— divaricatum Kar. et Kir. 152, 154, 155, 162—164, 186, 263, 294
— hirsutum (L.) Moq. 163
— hyssopifolium (Pall.) Moq. 164
— sedoides (Pall.) Moq. 163
Elaeagnus L. 410
Elatocladus Halle 15
Eleutherococcus senticosus Max. 369
Elodea canadensis Rich. 217
Elymus L. 141
— dahuricus Turcz. 298
Elymus ovatus Trin. 276
Empetraceae 29, 30
Empetrum rubrum Vahl. 29
— subholarcticum V. Vassil. 260
— sp. 419, 424
Endolepis Torr. 144
Engelhardtia Leschen 389
Ephedra L. 48, 50, 54, 56—58, 202
— intermedia Schrenk. et C. A. M. 155
— monosperma C. A. M. 291, 292, 296, 376, 421
— Przewalskii Stapf. 155
Ephedraceae 47
Epilobium L. 398
Epimedium L. 385, 443
Equisetum L. 409, 412, 415
— globulosum Lesq. 406
— hiemale L. 365, 372
— Komarovii Iljin 365
— Parlatorii Sch. 23
— Riabuchini Palib. 409
— scirpoides Michx. 365
— variegatum Schleich. 365
— sp. 405, 410, 411
Eremosparton Fisch. et Mey 155
Ericaceae 22, 23, 30, 31, 389, 400, 409
Eriobotrya Lindl. 22
Eriocaulaceae 386
Eriophorum asiaticum V. Vassil. 448
— humile Turcz. 266
— Komarovii V. Vassil. 420
— vaginatum L. 419, 448
Eritrichium dahuricum (Pall.) Brad. 291, 294
— Martjanovii Reverd. 276, 291—293
Eritrichium pectinatum (Pall.) DC. 289
— rupestre Bge. 265
Erysimum L. 210
— cheiranthoides L. 425
Eugenia L. 12, 29
Euonymus L. 399
— japonica L. 400
— Maximoviczii Proch. 370
Euphorbia alpina C. A. M. 265
— rupestris C. A. M. 276, 291
— tschuensis Prokh. 271, 292, 294
Euphrasia L. 384
— Syreitschikovii Govor. 276
Eurotia Adans. 168, 170
— arborescens A. Los. 168, 188
— ceratoides (L.) C. A. M. 147, 153, 168—170
— compacta A. Los. 168, 169, 188
— Eversmanniana Stschegl. 168—170
— fruticulosa Pazij 168
— lanata (Pursch.) Moq. 169
— lenensis Kum. 169
— prostrata A. Los. 168, 188
— pungens Pazij 168
— subspinosa Rydb. 169
Euryale ferox Salisb. 416
Evodia Forst. 22
Exomis Fenzl. 145

Fagaceae 30, 47—49, 52, 54, 56, 58
Fagus L. 9, 12, 16, 18, 22—24, 26, 47, 48, 52, 350, 369, 388, 416
— Antipovii Heer 21, 300, 379, 406—408, 410, 411, 413, 415
— crenata Blume 25
— Deucalionis Ung. 411
— Feroniae Ung. 406, 412
— ferruginea Ait. 21, 300, 413, 416
— japonica Max. 388, 416
— macrophylla Heer 406, 413
— orientalis Lipsky 388
— Sieboldii Koehne 388, 414
— silvatica L. 388, 416
— sp. 409
Feildenia bifida Heer 412
Ferula L. 54, 146
Festuca L. 290, 293
— albifolia Reverd. 291, 296, 307
— exstremiorientalis Ohwi 306
— jenisseensis Reverd. 292, 293
— kolymensis Drob. 421
— Kryloviana Reverd. 266, 296, 307
— lenensis Drob. 421
— ovina L. 376
— pseudovina Hack. 260, 292, 293
— sulcata Hack. 421
— supina Schur. 259
— tristis Kryl. et Ivanitz. 276
— valesiaca Schleich. 292
Ficus L. 18, 22, 402—404, 408, 410, 412, 414, 415
— amurensis Konstant. 402
— alascana Newberry 415
— burejensis Pojark. 402
— groenlandica Heer 415

Ficus occidentalis Lesq. 412
— planicostata Kunth et Bouché 402
— cf. ratonensis Knowlt. 18, 405
— tiliaefolia (A. Br.) Heer 411, 413
— uralica Krysht. 407
— sp. 402
Filifolium Kitamura 206
Fimbristylis Vahl. 424
Firmiana Marsigli 22
Foeniculum L. 24
Fothergilla Murr. 22
Fouquieriaceae 203
Frangula crenata Miq. 416
Frankenia L. 145, 198
— hispida L. 198
— pulverulenta L. 198
Frankeniaceae 144—146, 198, 203
Fraxinus L. 23, 409, 412
— juglandinanea Ung. 411
— mandschurica Rupr. 355, 364, 371, 372
— ornus L. 300
— rhynchophylla Hance 369
— sp. 24
Fredolia Coss. et Dur. 146, 158
Fritillaria dagana Max. 268, 278, 279
— ussuriensis Max. 371

Gagea Salisb. 353
— provisa Pascher 426
Galatella dahurica DC 278
Galium articulatum Roem. et Schult. 282
— coriaceum Bge. 276
— coronatum Sibth. ėt Sm. 282
— cruciatum Scop. 282
— Krylovii Iljin 282
— pedemontanum All. 283
— soongoricum Schrenk 265
— vernum Scop. 260, 282, 283, 298
— verum L. 292, 374, 421
Gamanthus Bge. 158, 185
Geissolomataceae 145
Gentiana L. 320, 324, 326, 329, 331, 341, 342, 345, 346, 356
— algida Pall. 330
— angulosa MB. 291
— arctica Grossh. 331
— barbata Froel. 260, 289
— decumbens L. 289, 296, 425
— macrophylla Pall. 261
— verna L. 330
— Zolingeri Fawce. 374
Georgia geniculata (Ging.) Lindl. 397
— trachypoda Lindl. 397
Geranium L. 345
— pseudosibiricum J. Mayer 261
— transbaicalicum Serg. 262, 278
Ginkgo L. 9, 10, 12, 15, 17, 20, 25, 38, 59, 369, 377, 392, 403, 404, 428, 445
— adiantoides Brongn. 406, 411, 412
— — (Ung.) Heer 402
— biloba L. 17, 447
— laramiensis Ward. 402
— reniformis Heer 405
— sp. 402
Ginkgoaceae 47, 49
Girgensohnia Bge. 158, 184
Girgensohnia oppositiflora (Pall.) Fenzl 184
Gleditschia Clayton 22, 24
— duinensis Heer 408
— japonica Miq. 416
Gleichenia Sm. 15, 54, 402, 403
Gleicheniaceae 16
Glossocarya Wall. 216
Glossozamites Imaii Endo 414
Glycyrrhiza L. 410
Glyptostrobus Endl. 10, 17, 20, 363, 364, 392, 397, 404, 408, 410, 415, 446
— europeus Heer 141, 402, 404, 406—413, 443
— groenlandicus Heer 403
— (Taxodium) heterophyllum Endl. 366
— Ungeri Heer 405, 407
Gnetum L. 55—59
Goniolimon speciosum (Willd.) Boiss. 292, 294
Gramineae 23, 47, 58, 386
Grayia Endl. 144
Grewia L. 12, 300, 415
— cf. alascana Holl. 404
— crenata Hochst. 411
— obovata Heer 402, 411
Grewiopsis Schimp. 10, 18
Grossularia acicularis Spach. 265
Grubbiaceae 145
Guajacum Plum. 188
Guldenstaedtia monophylla Fisch. 271
Gymnocarpum Przewalskii Max. 155
Gymnocladus mandschurica Baik. 405
Gypsophila desertorum (Bge.) Fenzl. 147, 271, 287, 294
— pacifica Kom. 374, 375
— sericea (Ser.) Fenzl. 276

Halanthium C. Koch. 158
Halarchon Bge. 158
Halenia corniculata Druce 261
Halimione Aellen 170
— pedunculata (L.) Allen 170
Halimocnemis C. A. M. 158, 184
— villosa Kar. et Kir. 184
Halocharis Moq. 158, 185
Halocnemum MB. 167, 168
— strobilaceum (Pall.) MB. 168
Halogeton C. A. M. 153, 181, 182
— arachnoideus Moq. 148, 182, 183, 186, 187
— glomeratus (MB.) C. A. M. 148, 155, 181, 182, 217
— sativus (L.) C. A. M. 181, 182
— tibeticus Bge. 182, 183, 188
— sp. 154
Halostachys C. A. M. 158, 167, 168
— caspica (Pall.) C. A. M. 168
Halotis Bge. 185
Haloxanthium Ulbrich 145
Haloxylon Bge. 158
— ammodendron Bge. 148, 149, 151, 153, 155, 158, 159,
— aphyllum (Minkw.) Iljin 158
— persicum Bge. 158, 263, 287, 302
Hamamelis Gronov. 22
Hammada Iljin 158, 224

Hammada kashgarica Iljin 224
— Thomsonni (Bge.) Iljin 224
Hedera L. 402, 403, 408, 410, 413, 415
— auriculata Heer 409
— Macclurii Heer 402, 404, 408, 411, 412
Hedysarum arbuscula Max. 153
— austrosibiricum B. Fedtsch. 265
— fruticosum Pall.
— — mongolicum Fedtsch. 264, 278
— laeve Max. 152
— microphyllum Turcz. 276
Helictotrichon Bess. 208, 290, 297
— desertorum Nevski 425
— Fedtschenkoi (Hack.) Nevski 425
— hissaricum (Roshev.) Nevski 425
— Krylovii Pavl. 425
— mongolicum Nevski 425
— tianschanicum Nevski 425
Hemerocallis L. 386
Henophyton Coss. et Dur. 30
Hepatica Mill. 391
Herpetineuron Toccoae (Sull. et Lesq.) Card. 367
Heterocalyx Saportana Berry 18, 405
Hibiscus syriacus L. 211
Hicoria kamtschatica Krysht. 409, 443
— magnifica Knowlt. 21
Hierochloe alpina (Lily) Roem. et Schult. 421
— glabra Trin. 291
Hiptage Gaertn. 198
Holacantha A. Gray 203
Hololachne Ehrenb. 199, 200
— Shawiana Hook. f. 199
— soongorica (Pall.) Ehrh. 155, 263, 287, 302
Hoodia Sweet 145
Horaninowia Fisch. et Mey. 158
Hordeum brevisubulatum (Trin.) Link 296
Hovenia Thunb. 13, 22, 23
— Thunbergii (Nath.) Baik. 18, 405
Hydrangea Gronov. 22
Hydrocaryaceae 398
Hylocomium proliferum (L.) Lindb. 367
Hymenophyllum J. Smith. 364, 365, 375
— Wrightii V. L. Bosch. 364
Hymenopyramis Wall. 216
Hyosciamus L. 24
Hypecoum L. 208
— lactiflorum Kar. et Kir. 263
Hypericum ascyron Mill. 261
Hyppocastanaceae 384
Hyppolitia P. Pol. 206
— achilleoides P. Pol. 206
— gobica P. Pol. 206

Ilex (Tourn.) L. 23, 29, 412, 415
— cornuta Lindl. 416
— longifolia Heer 407
— sp. 411
Iljinia Eug. Kor. 158, 183
— Regelii (Bge.) Eug. Kor. 155, 183, 187
Incarvillea Juss. 54, 213
— Beresovskyi Bat. 215
— compacta Max. 215
— Delavayi Bur. et Franch. 215
Incarvillea lutea Bur. et Franch. 215
— Olgae Rgl. 215
— Potaninii Bat. 213, 214
— principis Bur. et Franch. 215
— Przewalskyi (But.) Iljin 214
— sinensis Lam. 152, 214
— variabilis Bat. 214
Inula ammophila Bge. 149, 152
Iris ensata Thunb. 153
— flavissima Pall. 260, 296, 426
— Potaninii Max. 278
— ruthenica Ker. Gawl. 298
Isopyrum L. 326, 348

Jeffersonia Bart. 385
Juglandaceae 47, 49, 52, 54, 56
Juglans L. 10, 13, 19, 21—23, 53, 54, 57, 325, 350, 383, 389, 403, 404, 408, 412, 414, 416, 430
— acuminata A. Br. 300, 406, 408, 409, 411, 413, 415, 443
— cinerea L. 23, 24, 26, 28, 38, 377, 383, 416, 427, 430, 435
— crenulata Schmalh. 300
— manshurica Rupr. 26, 371, 383
— nigella Heer 406, 408, 409, 411, 413, 443
— Sieboldiana Max. 26, 355
— Woodiana Heer 406
— sp. 18, 405
Juncaceae 386
Juncus Gerardii Lois. 296
— salsuginosus Turcz. 278
Juniperus L. 366, 367, 369, 392, 393
— chinensis L. 152
— communis L. 300
— rigida S. et Z. 374, 375
— sibirica Burgsd. 392

Kalidium Moq. 153, 167, 168
— caspicum (L.) Ung. Sternb. 168
— foliatum (Pall.) Moq. 168
Kalidium gracile (Pall.) Fenzl. 149, 153, 154, 167, 168
— Schrenkianum Bge. 155, 167
Kalopanax Miq. 22, 369
— ricinifolia Miq. 370
Kaschgaria P. Pol. 206
— Komarovii P. Pol. 206
Keteleeria Carr. 20, 22
— sp. 409
Kingia R. Br. 145
Kirilowia Bge. 157
— eriantha Bge. 164
Kochia Roth. 162
— albovilosa Kitag. 163
— iranica (Hausskn. et Bornm.) Litw. 162
— Krylovii Litv. 162, 186
— laniflora (S. G. Gmel.) Bobr. 162
— macroptera Iljin 162, 188
— melanoptera Bge. 162, 186
— prostrata (L.) Schrad. 162, 292, 294
— scoparia (L.) Schrad. 163
— Sieversiana (Pall.) C. A. M. 162, 163, 187
— Schrenkiana (Moq.) Iljin 162
— stellaris Moq. 162

Koeberliniaceae 144, 203
Koeleria altaica (Domin.) Kryl. 276, 296
— ascoldensis Roshev. 376
— asiatica Domin. 376
— gracilis Pers. 292—295, 376, 421
Koelreuteria serrata Heer 408
Kyllingia Rottb. 424

Labiatae 58
Lactuca versicolor Schulz-Bip. 152
Lagerstroemia indica L. 24
Lagochilus ilicifolius Bge. 264, 279, 294
Lagotis altaica (Willd.) P. Smirn. 266, 289
Larix Mill. 23, 27, 28, 378, 380, 392, 393, 422, 423, 430, 433, 435, 444
— alascensis W. Wight. 384, 450
— Cajanderi Mayr. 422, 433, 449
— dahurica Turcz. 378, 384, 419, 422, 423, 431, 434, 436, 441, 446, 449—451
— cf. — — 433, 434
— Griffithii Hook. 443
— Kaempferi Fort. 25
— kamtschatica Kom. 396
— Komarovii B. Kolesn. 378
— kurilensis Mayr. 378, 396
— laricina (Du Roi) C. Koch. 384, 450
— leptolepis Gord. 396
— Middendorffii B. Kolesn. 378, 422
— ochotensis B. Kolesn. 422
— olgensis A. Henry 378
— Potaninii Batalin 443
— Preobrajenskii Krysht. 21, 409, 423, 443
— sibirica Ldb. 378, 384, 422, 427, 434, 449
— cf. — — 428, 430, 433, 434, 437, 445, 448
— viligensis Vasjk. 430, 434, 443
Larrea Cav. 144
Lasiagrostis splendens Kunth. 153, 263
Lastraea sp. 408, 409
Lathyrus Davidii Hance 374
— Frolovii (Fisch.) Rupr. 276
— Gmelinii Fritsch. 260, 262, 288, 289, 298, 303
— humilis Fisch. 374
Lauraceae 13, 47, 48, 52—54, 56, 57
Laurus L. 12, 23, 31, 415
— Schmidtiana Heer 402
Ledum decumbens (Ait.) Lodd. 419, 423, 448
— hypoleucum Kom. 423
— macrophyllum Tolm. 419, 423
— palustre L. 419, 423
Leguminosae 47, 54, 56, 58, 146, 203, 390
Leguminosites Dorf. 412
— climensis Chaney 142
— mandshuricus Heer 410
Leontice L. 385
Leontopodium R. Br. 320, 347, 357
— campestre Hand. — Mazz. 265
— leontopodinum (DC.) Hand. — Mazz. 266, 296
— sibiricum Cass. 421
Leonurus lanatus (L.) Spreng. 292
Leptospermum Forst. 29
Lespedeza bicolor Turcz. 373
Lesquereuxia microphylla (Lesq.) Krysht. 404
Leucaena Benth. 12
Leucanthemum sinuatum DC. 276
Leucobryum neilgheriense C. Müll. 368
Leucopoa Griseb. 277, 278, 290
— albida (Turcz.) V. Krecz. et Bobr. 277, 278, 291
— Kreczetoviczii K. Sobol. 276—278, 291, 303, 306
— Olgae (Rgl.) V. Krecz. et Bobr. 277, 278
Libanotis buchtarmensis DC. 265
— condensata (L.) Crantz 296
Libocedrus Endl. 17, 141, 300, 366, 390, 397, 409, 415
— catenulata Bell. 17
— Sabiniana Heer 414, 443
— cf. salicornoides Endl. 401
Ligustrum amurensis Rupr. 371
Liliaceae 386
Limoniastrum Moench 146
Lindera Thunb. 22, 38, 414, 416
— venusta Lesq. 18, 405
Linnaea borealis L. 376, 420
Liquidambar L. 9, 10, 12, 20, 22, 52, 56, 57, 383, 405, 415, 416, 446
— europaeum A. Br. 406
— formosana L. 414, 415
Liriodendron L. 18, 37, 38, 397
— tulipifera L. 300
Liriodendropsis Newb. 16
Liriophyllum Lesq. 403
— sachalinense Krysht. 402
Listera R. Br. 376
Litsea Lam. 12, 22, 38
— (Malapoenna) gracilis Baik. 405
Lloydia serotina (L.) Rchb. 259
Loiseleuria procumbens Desv. 421, 424
Lomatia R. Br. 29
Londesia Fisch. et Mey 157
— eriantha F. et M. 164
Lonicera altaica Pall. 260
— edulis Turcz. 372, 376
— Maximoviczii Max. 376
— microphylla Willd. 265
Lycium turcomanicum F. et M. 153
Lycopodiaceae 435
Lycopodium anceps Wallr. 365
— annotinum L. 365, 366
— chinense H. Christ. 365
— clavatum L. 365, 366
— juniperoideum Sw. 365
— selago L. 366
Lycoptera J. Moller 32
Lygodium Kaulfussii Heer 411—413
Lyonia calyculata Rchb. 427
Lysichiton Schott 19
Lysimachia L. 386
Lythraceae 398

Maackia amurensis Rupr. et Max. 372
Macclintockia Heer 10, 12, 403
— Lyellii Heer 407
— sachalinensis Krysht. 402
— trinervia Heer 407
Machilus Nees 38

Maclura Nutt. 56
Macromitrium incurvum (Lindl.) Par. 367
— Okamurae Broth. 367
Macropodium (R. Br.) Ait. 344, 380
— nivale R. Br. 344
— pterospermum Fr. Schm. 344
Magnolia L. 10, 18, 19, 22, 24, 31, 400, 403, 404, 408, 410, 415, 416
— Capellinii Heer 402
— gigantea Baik. 405
— Inglefieldii Heer 407
— kobus Kaempf. 416
— Nordenskioldii Heer 406, 408
— obovata Thunb. 400
— regalis Heer 402
— spectabilis Knowlt. 408
— sp. 402, 404, 409
Magnoliaceae 30, 47, 53, 54, 390, 400
Majanthemum bifolium DC. 372
Malacocarpus crithmifolium (Retz.) C. A. M. 192, 193
Malacocera R. H. Andersoni 145
Malapoenna Adans. 31
— (Tetranthera) praecursoria (Lesq.) Knowlt. 405
Mallotus Lour. 22, 414
Malpighiaceae 36, 197, 198
Malus Mill. 388
— manshurica (Max.) Kom. 371
Matonia R. Br. 15
Matricaria matricarioides Porter. 217
Matteuccia struthiopteris Tod. 372
Maytenus Molina 29
Meconopsis Vig. 385
Medicago falcata DC. 425
— platycarpa Ldb. 289
Melandrium apetalum (L.) Fenzl 296
Melia L. 24
Meliosma Blume 23
Menispermites Lesq. 18
— sp. 404
Menispermum L. 18
— dahuricum DC. 306, 371
Mesembryanthemaceae 146
Metasequoia Miki 10, 12, 13, 17, 20, 27, 60, 370, 392
— disticha Miki 141
Metharme Phil. 144
Microbiota Kom. 380, 392
— decussata Kom. 367
Microcnemum Ung.-Sternb. 157
Microgynoecium Hook. f. 158, 223
— tibeticum Hook. f. 18, 188
Microlepia Presl. 365
Micromeles Dcne. 369
— alnifolia Kohne 370
Microstigma deflexa (Bge.) Juz. 276
Milthianthus Bge. 145, 195
— portulacoides Bge. 195
Minuartia arctica (Stev.) Asch. et Gr. 259
Mitella diphylla L. 391
— japonica Miq. 391
— nuda L. 391
Moehringia lateriflora Fenzl. 420
Moneses uniflora A. Gray 419, 420
Monochasma Max. 208
Monotropa hypophegea Wallr. 376
Moraceae 52—54, 56, 57
Morrisiella Aellen 145
Morus L. 56
Mulgedium sibiricum Less. 374, 419
Musa L. 415
Myosotis asiatica Schischk. 296
Myrica L. 23, 30, 57, 412
— banksiaefolia Ung. 412
— Brylkiniana Heer 408
— cerifera L. 30
— faya Ait. 30
— gale L. 30
— lignitum (Ung.) Sap. 408
— rigida Lesq. 18, 405
— solida Heer 408
— speciosa Ung. 18
— tenuifolia Heer 408
— cf. vindobonensis Etting. 408, 411
— sp. 405
Myricaceae 30, 36
Myricaria Desv. 199, 200, 201, 223
— alopecuroides Schrenk. 201
— dahurica DC. 201
— elegans Royle 201
— germanica (L.) Desv. 153, 200, 201
— longifolia Ehrbg. 201
— platyphylla Max. 201
— prostrata Benth. et Hook. 201
— pulcherrima Batal. 201
— squamosa Desv. 201
Myristica L. 18
Myrtaceae 47, 48, 50, 52—54, 56, 57

Nageiopsis Fontaine 15
— sp. 403
Najas L. 416
Nanophyton Less. 158, 184
— erinaceum (Pall.) Bge. 148, 184, 263, 264, 272, 273, 287, 292—295, 302
Nardosmia saxatilis Turcz. 266
Negundo Moench. 18, 20
Nelumbium Juss. 414, 415
— nuciferum Gaertn. 416
Nelumbo Adans. 402
— protoluteum Berry 18, 412
Neoluederitzia Schinz 145
Neopallasia P. Pol. 206
— pectinata P. Pol. 206
Neopreissia Ulbrich 145
Neottia nidus avis Rich. 376
Nerium L. 415
Niedzwiedzkia B. Fedtsch. 146
Nilssonia Brongn. 16, 381, 404, 408, 410
— Jonstupii Heer 414
— cf. orientalis Heer 414
— serotina Heer 402, 403, 414
— sp. 414
Nipa Thunb. 10, 12, 363
— fruticans Thunb. 363
Nitraria L. 54, 153, 188, 190, 192
— Bellardieri DC. 191
Komarovii Iljin 191, 192
— retusa (Forsk.) Aschers 189, 191, 192
Roborovskyii Kom. 155, 191, 192
— Schoberi L. 153, 155, 189, 191, 192

Nitraria sibirica Pall. 147, 149, 191, 192
— sphaerocarpa Max. 155, 191, 192
— tangutorum Bobr. 191, 192
Noaea Moq. 158
Noeggerathiopsis aequalis Kryst. 134
— Dezavini Neub. 134
— sp. 134
Nordenskiöldia Heer 10
— borealis Heer 402
Nothofagus Blume 29
Nucularia Battand. 158
Nuphar Smith 142
— Bohlini Chaney 24, 142
Nyctaginaceae 47, 54
Nyssa Gronov. 22, 23
— aquatica L. 363
— arctica Heer 405, 406
— rostrata A. Pojark. 402
— sp. 409
Nyssidium geminatum Schmalh. 407
— spicatum Schmalh. 407
— sp. 407

Oenanthe cf. aquatica Poir. 24
Ofaiston Raf. 158, 185
Oleaceae 47
Olgaea leucopylla Iljin 149, 152
Olneya A. Gray 203
Onagraceae 398
Onoclea L. 10, 17, 20
— sensibilis L. 21, 372, 407, 409
— puntia L. 54, 145
Orchidaceae 284, 390
Orchis salina Turcz. 153, 261
— umbrosa Kar. et Kir. 286, 304
Oreobliton Dur. et Moq. 157
Orostachys spinosa (L.) Meyer 291, 292, 296
Osmorhiza uralensis F. Schmidt. 306
Osmunda L. 16, 19, 20, 364, 371, 375, 412, 415
— cinnamomea L. 363—365, 371, 372
— Heeri Gaud. 363, 410, 414
— lignitum Giebel 412
— regalis L. 410
— sachalinensis Krisht. 363, 408
— Torelli Heer 408
Osmundaceae 15
Ostericum cf. palustre Bess. 24
Ostrya Mich. 23, 388
Ostryopsis Decne. 388
Otites chinensis Endo 412
Oxalis L. 391
— acetosella L. 372, 376, 390, 391
— Griffithii Edgew. et Hook. f. 390
— hupensis Knuth 390
— leucolepis Diels 390
— obtriangulata Max. 370, 390
Oxycoccos microcarpus Turcz. 419, 448
— quadripetalus Gilib. 31, 419
Oxygraphis Bge. 344
Oxytropis DC. 267, 271, 273, 275, 286, 303
— aciphylla Ldb. 154, 262, 270
— aciphylloides Boriss. 153, 268, 270
— aigulak Saposhn. 274
— Belli B. Fedtsch. 274
— deflexa (Pall.) DC. 265
Oxytropis echidna Vved. 274
— eriocarpa Bge. 271, 273, 294
— filiformis DC. 278
— glabra (Lam.) DC. 296
— hirsutiuscula Freyn 265, 286, 304
— inaria (Pall.) DC. 274
— intermedia Bge. 271, 273
— irbis Saposhn. 274
— lanata (Pall.) DC. 278
— lanuginosa Kom. 264, 279
— melaleuca Bge. 276
— mongolica Kom. 264, 279
— nuda N. Basil. 273
— oligantha Bge. 279, 296
— oxyphylla (Pall.) DC. 279
— pauciflora Bge. 266, 286, 287, 304
— pumila Fisch. 271, 274, 279
— Saposchnikovii Kryl. 271, 291
— selengensis Bge. 274
— setosa (Pall.) DC. 273, 274
— soongorica (Pall.) DC. 262
— spinifer Vass. 274
— stenophylla Bge. 273
— strobilacea Bge. 265
— Stukovii Palib. 279
— subverticillaris Ldb. 274
— terekensis B. Fedtsch. 274
— tragacanthoides Fisch. 271, 274, 294, 296
— trichophysa Bge. 265, 286, 304
— uralensis (L.) DC. 425

Pachypharynx Aellen 145
Padus Maackii Rupr. 372, 373
Pagiophyllum Heer 35
Palaeocyparis Saporta 35
Paliurus Mill. 18, 22, 24, 32
— Colombii Heer 405, 406, 408, 412
— nipponicus Miki 416
— sp. 405
Palmae 47—50, 56, 57
Panax longissimum Hook. 412
Pandanophyllum Hassk. 15
Panderia Fisch. et Mey 157
— turkestanica Iljin 164
Panzeria lanata (L.) Bge. 152
Papaver L. 320, 347, 357
— canescens A. Tolm. 266
— nudicaule L. 265, 421
Papaveraceae 385
Pappophorum boreale Griseb. 265
Parabenzoin Nakai 24
Paraquilegia grandiflora (Fisch.) Drumm. et Hutch. 291
Paris hexaphylla Cham. 391
— manshurica Kom. 391
Parnassia palustris L. 296
Pasania Oerst. 387
Passifloraceae 145
Patrinia rupestris Juss. 374
— sibirica Juss. 265, 289
Pecopteris anthriscifolia Zal. 134
— cf. Torellii Heer 407, 414
Pedaliaceae 146
Pedicularis L. 307, 320—324, 326, 331—335, 342, 346, 353, 355, 356
— acaulis Wulf 331, 332

Pedicularis amoena Adams 289
— Artselaevi Max. 331, 332
— brachystachys Bge. 276
— capitata Adams 332
— cheilanthifolia Schrank. 153
— compacta Steph. 289
— euphrasioides Steph. 296
— Regeliana Prain 332
— sceptrum carolinum L. 332
Peganum L. 188, 190, 193
— crithmifolium Retz 193
— harmala L. 192, 193
— — var. multisectum Bobr. 192
— mexicanum A. Gray 192, 193
— multisectum (Max.) Bobr. 192, 193
— nigellastrum Bge. 147, 149, 192, 193
Penaeaceae 145
Periploca saepium Bge. 152
Peronema Jacq. 216
Petraeovitex Oliv. 216
Petrosimonia Bge. 158, 184
— monandra (Pall.) Bge. 294
— sibirica (Pall.) Bge. 184
Peucedanum L. 24
— baicalense Koch 265, 291
— falcaria Turcz. 271
— hystrix Bge. 271, 296
— therebinthaceum Fisch. 374
— vaginatum Ldb. 265
Phanerophlebites Pealei Knowlt. 402
Phellodendron Rupr. 19, 24
— amurense Rupr. 371
— grandifolium Iljinskaja 141
Philadelphus tenuifolius R. et M. 369
Phippsia R. Br. 384
Phoenicopsis Heer 140
Phragmites Trin. 412, 446
— alascana Heer 406, 409
— oeningensis A. Br. 407, 409
— sp. 408
Phyllites sp. 142, 402, 403, 405, 407, 411
— acuminatus Heer 408
— scolopendrium (L.) Newm. 365
Phyllodoce coerulea (L.) Gren. 424
Phyllothea sp. 134
Physalis Alkekengi L. 24
Physochlaena physaloides G. Don. 265
Phyteuma japonicum Miq. 371
Picea Dietr. 22, 27, 28, 47—49, 54, 56, 58, 59, 392, 393, 414, 427, 430, 433—437
— ajanensis Fisch. 22, 26, 28, 376, 377, 383, 395, 396, 420, 427, 430, 434, 435, 443, 445
— anadyrensis Krysht. 23, 377, 383, 430, 431, 434, 435, 442, 444
— bicolor Hort. 25
— Breweriana S. Wats. 427, 434
— canadensis B. S. P. 433, 434
— cf. Engelmannii Eng. 434
— excelsa Link 300
— fennica Rgl. 434
— Glehnii Mast. 395
— hondoensis Mayr 25, 395
— indigirensis Peresv. 377, 431
— Komarovii V. Vassil. 376
— microsperma Lindl. 364, 376, 395, 430
— Morrisonicola Hayata 395
Picea obovata Ldb. 420, 428, 431, 445
— Omalii Ung. 27
— omorica Pančič 28, 396, 427
— polita Carr. 24
— praeajanensis Vasjk. 434
— Schrenkiana F. et M. 38
— sitchensis Trautv. et Mey. 28, 396, 428, 430, 443
— suifunensis Krysht. 21, 27, 413
— Wollosowiczii Sukacz. 23, 377, 383, 427, 429, 431, 434, 435, 442, 444, 445, 448
— sp. 142, 407, 409, 443
Piceostrobus Neustruevii Palib. 27
Pickeringia Mez 213
Picrothamnus Nutt. 206
Pilea pumila A. Gray 371
— sp. 407
Pinaceae 47, 58
Pintoa A. Gray 144
Pinus L. 17, 20, 22, 23, 27, 28, 47—49, 52, 54, 56, 58, 141, 392, 393, 397, 411, 412, 433, 435, 437
— (Larix) arctica Schmalh. 407
— attenuata Lam. 428, 429
— cembra Pall. 22, 409
— densiflora S. et Z. 395
— formosana Hayata 395
— funebris Kom. 374—376
— hepios Ung. 413
— koraiensis S. et Z. 25, 26, 28, 369, 414, 444
— laricio MB. 413
monosperma F. Schmidt 411
— monticola D. Don. 23, 383, 427—429, 442, 444, 445, 448
Morrisonicola Hayata 395
— paleostrobus Heer 413
— paradoxa Palib. 27
— parviflora S. et Z. 24, 395
— pentaphylla Max. 395
— pithyusa Stev. 27
— praepithyusa Palib. 27
— pumila (Pall.) Mayr. 379, 419, 430, 431, 433, 435, 436, 443, 444
— radiata Don. 429
— sibirica (Rupr.) Mayr. 7, 29, 420, 444
— cf. 445
— silvestris L. 375, 421, 435
— cf. 436
— taeda L. 428
— taiwanensis Hayata 395
— Thunbergii Parl. 416
— uralensis Palib. 26
— Uyematsui Hayata 395
— Vassoevichii Palib. 27
— sp. 300, 407, 409—411, 415, 427, 443
Piptanthus Sweet 212, 213
— mongolicus Max. 149, 151, 152, 212, 213
— nepalensis D. Don. 212
Piptoptera Bge. 158, 185
Pirola L. 391
— chlorantha Sm. 391
— incarnata Fisch. 372, 419
— japonica Sieb. 391
— media Hayne 391
— nephrophylla H. Andr. 391

Pirola remifolia Max. 376, 391
— secunda L. 420
— subaphylla Max. 391
Pistacia L. 22
Pityophyllum kobukense Sew. 134
Plagiothecium neckeroideum Bryol. eur. 397
Planera Ungerii Kovats 406, 412
Platanaceae 18
Platanus L. 9, 12, 16, 19, 300, 397, 402, 404, 410, 411, 415
— aceroides Goepp. 18, 405, 412
— cf. affinis Lesq. 402
— Guillelmae Goepp. 411, 415
— cf. Heeri Losq. 404
— Newberryana Knowlt. 403
— Raynoldsii Newberry 404
— sp. 18, 403, 404
Platycarya S. et Z. 22, 389
Platycodon DC. 385
Plectrocarpa Gill. 144
Pleurosoriopsis Makinoi (H. Christ.) Fom. 364
Pleuroziopsis ruthenica (Weinm.) Kindb. 397
Pleurozium Schreberi (Will.) Mitt. 367
Plumbaginaceae 58, 146
Poa L. 267, 277, 293, 301, 320, 345
— alpina L. 259
— altaica Trin. 276, 277
— angustifolia L. 376, 421, 425
— attenuata Trin. 276, 277, 376
— botryoides Trin. 265, 277, 291, 421
— dahurica Trin. 277, 291, 296, 307, 421
— evenkiensis Reverd. 277
— Krylovii Reverd. 262, 276, 277
— Mariae Reverd. 277
— Reverdatoi Roshev. 276, 277
— sibirica Roshev. 296
— sublanata Reverd. 277
— taimyrensis Roshev. 277
— Tolmatchewii Roshev. 277
— transbaicalica Roshev. 262, 277, 278
— urjanchaica Roshev. 276, 277
Poacites sp. 408
Podalyria Lam. 213
Podocarpaceae 47, 52, 54, 397
Podocarpus (L'Hérit.) Pers. 48, 49, 52, 56, 58, 59, 392, 397
— (Eupodocarpus) macrophylla Don. 394
— Nageia (nagi) Thunb. 394
— (Eupodocarpus) Nakaii Hayata 394
— nankoensis Hayata 394
Podozamites F. Braun 404
— Eichwaldii Heer 134
Pogonatum contortum (Menz.) Lindl. 397
Pogonia ophioglossoides (L.) Ker. 371
Polygala tenuifolia Willd. 265
Polygonaceae 435
Polygonum L. 345
— aviculare L. 23
— bistorta L. 345
— convolvulus L. 23
— hissaricum M. Pop. 345
— Laxmanni Lepech. 153
— perfoliatum Hassk. 371
— tripterocarpum A. Gray 419
Polypodium L. 365
Polypodium lineare Thunb. 283
— virginianum L. 259
— vulgare L. 365, 366
Popoviocodonia homalanthina A. Fed. 385
Populus L. 10, 12, 13, 18, 19, 22, 325, 393, 404, 412, 415, 418, 425, 427, 432, 433, 446
— acerifolia Lodd. 403, 404
— amblyrhyncha Ward. 402
— bachofenioides Krysht. 24
— balsamifera L. 372
— balsamoides Goepp. 18, 405—407, 409, 411, 443
— burejensis A. Pojark. 402
— cuneata Newberry 402
Populus denticulata Heer 414
— euphratica Oliv. 141
— Gaudinii Heer 408, 413
— glandulifera Heer 406—408, 412
— heliandum Ung. 300
— hyperborea Heer 402
— koreana Rehd. 371
— latior A. Br. 408, 410, 412
— leucophylla Ung. 406
— Maximoviczii A. Henry 371—373, 424
— Norinii Chaney 24, 141, 142
— Richardsonii Heer 404—407, 409
— suaveolens Fisch. 372, 373, 419, 424, 425
— cf. suaveolens Fisch. 433, 445
— tsagajanica Pojark. 407
— Zaddachii Heer 402, 406, 408, 409, 411, 413, 415
— sp. 300, 410
Porana sichotaealinensis Krysht. 411
— sp. 410
Porliera Pers. 144, 188
Potamogeton L. 416
— uralense Krysht. 407
— sp. 18, 405
Potaninia Max. 218
— mongolica Max. 208
Potentilla L. 260, 267, 320
— acaulis L. 292, 293
Potentilla astragalifolia Bge. 270—272, 287, 294
— bifurca L. 269, 281, 292, 293
— „ var. deserticola Schischk. 270, 272
— nivea L. 291, 421
— Porfirii K. Sobol. 268, 269, 272, 294, 306
— Salessowiana Steph. 265
— sericea L. 291, 296
— tanacetifolia Willd. 262
— teriabolida K. Sobol. 268
— tericholica K. Sobol. 269, 270
— Tollii Trautv. 421
— transtuvinica K. Sobol. 268, 269, 306
— viscosa Don. 296
Primula L. 320—324, 326, 328—330, 341, 342, 346, 347, 353, 355, 357, 386
— cortusoides L. 289
— farinosa L. 329, 330
— nivalis Pall. 330
— sibirica Jacq. 153, 330
Primulaceae 386
Prinsepia sinensis (Oliv.) Kom. 371
Prosperinacea reticulata C. et. E. M. Reid. 24

Proteaceae 30, 36, 52, 54, 56, 57
Protophyllocladus Lesq. 16, 404
Protophyllum Lesq. 16
— obovatum Newberry 414
— sp. 402, 404
Prunus (Tourn.) L. 20, 24, 412
— caulophylla Heer 408
— Hausknechtii Sch. 416
— serrulata Heer 300, 408, 413
— sp. 411
Psamma villosa (Ammophila) 153
Psammochloa Hitchc. 208
— mongolica Hitchc. 208
Pseudocycas Heer 381
Pseudolarix Gord. 17, 28
— fossilis Jarm. 141
Pseudoprotophyllum sp. 403
Pseudotsuga japonica (Schirasawa) Beissn. 394
— Wilsoniana Hayata 394
Pteris L. 404, 415
— frigida Heer 414
— groenlandica Heer 414
— omissa Heer 408
— sitkensis Heer 406
Pterocarya Kunth. 20—24, 54, 300, 389, 428, 430
— castanaefolia Schlecht. 141
— denticulata Heer 411, 413
— sp. 141, 409
Pterospermites Heer 10, 18
— spectabilis Heer 405
— sp. 408
Ptilagrostis Griseb. 290, 297
— mongolica (Turcz.) Griseb. 296, 307
Ptilium crista castrensis (L.) De Not. 367
Ptilotrichum canescens C. A. M. 294
Puccinellia tenuiflora (Turcz.) V. Vassil. 262
Pueraria DC. 22, 414
Pugionium Gaertn. 210
— calcaratum Kom. 210
— cornutum Gaertn. 152, 210
— cristatum Kom. 210
— dolabratum Max. 152, 210
— pterocarpum Kom. 210
Pulsatilla Adans. 355, 376
— ambigua (Turcz.) Juz. 374
— Bungeana C. A. M. 271
— campanella Fisch. 265, 296
— cernua Spreng. 375
— Tuczaninovii Kryl. et Serg. 265, 291
Purschia DC. 210
Pyrethrum Scop. 206, 389
— sp. 154
Pyrus L. 5, 230, 231, 235—237, 240, 243, 245, 246, 388
— amygdaliformis Vill. 246
— asiae mediae (M. Pop.) Maleev 238, 239
— betulifolia Bge. 232, 239
— Boissieriana Buhse 230—233, 235, 236, 238—240, 246
— Bovenana Boiss. 246
— Bretschneideriana Rehder 239
— Calleryana Dcne. 232, 234, 238—240, 243, 246
— caucasica An. Fedor. 232, 246
Pyrus communis L. 237, 240, 246
— cordata Desv. 230—232, 236, 238, 239
— dimorphophylla Makino 239
eleagnifolia Pall. 237, 246
— elata Rubtz. 235, 239
— gharbiana Trabut. 236, 239, 243
— Grossheimii An. Fedor. 232—234, 236, 239, 240, 246
— hyrcana An. Fedor. 234—236, 239, 246
— Jaxquemontii DC. 231, 239
— Koehnei C. K. Schneid. 232, 239
— Kolupana C. K. Schneid. 232, 239
— Korschinskyi Litw. 237
— Kotschyana (Boiss.) Dcne. 246
— kumaoni Dcne. 239
Lindleyi Rehd. 233, 237, 238
— longipes Coss. et Dur. 230, 236—240, 243, 246
— mamorensis Trabut 236, 239, 243
— nivalis Pall. 237
— ovoidea Rehder 239
— oxyprion Woron. 246
— pashia Hamilton apud Don. 231, 232, 234, 235, 237—240, 243, 246
— phaeocarpa Rehd. 231, 239
— Regelii Rehd. 246
— rossica A. Danilov 232
— salicifolia Pall. 237, 246
— serotina Rehd. 239
— serrulata Rehd. 231, 239
— sinensis (Toun.) Poiret 234
— — Lindl. 233, 234
— syriaca Boiss. 237, 246
— Taochya Woron. 246
— theobroma Ung. 246
— ussuriensis Max. 234, 239, 371
— cf. Wilhelmii Sch. 416
Quercus L. 10, 18, 21—23, 29, 38, 47, 48, 52—54, 57, 243, 325, 350, 373, 386—388, 400, 403, 404, 410, 412, 415, 416, 430, 433, 435—437
— afares Pommel. 243
— aizoon Heer 408, 410
— alba L. 373
— amurensis Krysht. 18
— atriplicifolia Krysht. 409, 443
— castaneifolia C. A. M. 243
— crispula Bl. 21, 25, 411, 415, 416
— dentata Thunb. 21
— drymeja Ung. 408
— etimodrys Ung. 300
— gilva Blume 400, 416
— glauca Thunb. 25, 400, 417
— groenlandica Heer 412
— iberica Stev. 387
— ilex L. 387
— lanuginosa Thuil. 387
— lonchitis Ung. 410—413
— mongolica Fisch. 21, 26, 373, 386, 387
— Olafsenii Heer 408
— phillyreoides A. Gray 400
— platania Heer 411
— pseudocastanea Goepp. 406, 413
— robur L. 387
— sessiliflora Salisb. 387
— tephrodes Ung. 387

Quercus tsagajanica Pojark. 402
— sp. 300, 403, 404, 409, 411
Querexia angulata (Newb.) Krysht. 20

Rachiopteris sp. 134
Ranunculaceae 390
Ranunculus L. 320, 343, 344, 356
— altaicus Laxm. 266
— lasiocarpus C. A. M. 276
— polyanthemos L. 23
— Smirnovii Ovcz. 278
Reaumuria L. 199, 200
— kaschgarica Rupr. 200
— — var. Przewalskii Max. 200
— Przewalskii Max. 200
— Shawiana Hook f.
— songorica Max. 153, 154, 199, 200
— trigyna Max. 153, 200
Restionaceae 386
Rhamniphyllum ussuriense Krysht. 413
Rhamnites apiculatus Lesq. 414
Rhamnus L. 412, 413
— cf. inaequalis Heer 410
— acuminatifolia D. Web. 410
— Gaudinii Heer 411
— cf. pealei Knowlt. 404
— cf. punctata Heer 411
— rectinervis Heer 405, 411
Rhaphidophyton Iljin 158, 185
Rheum altaicum Steinb. 276
Rhinactina alyssoides (Turcz.) Nov. 155
Rhizophora L. 363
Rhodiola algida (Ldb.) F. et M. 276
Rhododendron L. 29, 320, 357
— anthopogon D. Don. 266
— chrysanthum Pall. 379, 419, 424
— dahuricum L. 421
— kamtschaticum Pall. 422, 424, 427
— mucronulatum Turcz. 375
— parvifolium Adans. 420, 423, 424
— Redowskianum Max. 422, 424
Rhus (Tourn.) L. 22, 23, 54, 57, 402, 415
— sp. 409
Rhytidiadelphus triquetrus (Hedw.) Warnst. 367
Ribes L. 29
— atropurpureum C. A. M. 262
— Barbourii Chaney 142
— dikuscha Fisch. 372
— fragrans Pall. 429
— triste Pall. 372
Robinia amurensis Baik. 18, 405
Roegneria C. Koch, 376
— brachypodioides Nevski 306
— transbaicalensis Nevski 262
Rosa L. 24, 33
— acicularis Lindl. 141, 372
— Horneri Chaney 24, 141
Rosaceae 203
Rubia cordifolia L. 371
Rubiaceae 390
Rubus L. 38, 409
— sachalinensis Leveille 260
Rulac quercifolium Holl. 404
Rumicastrum Ulbrich 145
Rutaceae 197, 198

Sabal Adans. 12, 20, 32, 37, 56, 413, 415
— nipponica Krysht. 414
Sabalites chinensis Endo 412, 413
Saccoloma Gardneri (Lesq.) Knowlt. 402
Sagittaria pulchella Heer 409
Salicaceae 58
Salicornia L. 167
— europaea L. 168
Salix L. 18, 22, 24, 25, 30, 31, 72, 393, 412, 413, 415, 418, 425, 427, 430
— alba L. 23
— amygdaloides Anderss. 23
— angusta (A. Br.) Heer 405
— berberifolia Pall. 419
— biensis Chaney 142
— caprea L. 427
— coalingensis Dorf. 23
— cuneata Turcz. 422
— cf. Dayana Knowlt. 23
— fuscescens Anderss. 259, 448
— hastata L. 422
— Hultenii Floder. 427
— integra Thunb. 24
— Lavateri Heer 406, 408, 411
— leucophylla Willd. 419
— longa A. Br. 407, 411
— macrophylla Heer 406
— media (A. Br.) Heer 405
— multinervis Franch. et Sav. 23
— myrtilloides L. 448
— Raeana Heer 404, 406
— remotidens Lesq. 409, 443
— Teilhardi Chaney 142
— varians Goepp. 24, 406, 408, 409, 413, 443
— viminalis L. 300
— sp. 300, 409
Salsola L. 145, 154, 158, 172, 176, 183
— abrotanoides Bge. 172, 174, 188
— affinis C. A. M. 175
— arbuscula Pall. 172
— baeticolor Iljin 177, 178, 188
— Baranovii Iljin 172
— brachiata Pall. 175
— centralasiatica Iljin 178, 182, 188
— chiwensis M. Pop. 172
— collina Pall. 178
— dendroides Pall. 174
— Drobovii Botsch. 172
— dschungarica Iljin 174
— foliosa (L.) Schrad. 176
— gemmascens Pall. 147, 172, 173, 287
— gobicola Iljin 177, 188
— hansuensis Iljin 173, 188
— heptapotamica Iljin 174
— Ikonnikovii Iljin 178, 179, 188
— ircutiana Gandoger 176
— kali L. 153—155
— Korshinskyi Iljin 174
— lanata Pall. 174
— laricifolia (Turcz.) Litw. 172
— laricina Pall. 174
— maracandica Litw. 172
— microkali M. Pop. 176, 187
— mollis Desf. 153
— monoptera Bge. 178, 183
— montana Litw. 172

Salsola nitraria Pall. 174, 287
— nodulosa (Moq.) Iljin 172
— Paletzkiana Litw. 172
— passerina Bge. 148, 172, 173, 175, 187
— pellucida Litw. 177
— penduliflora Iljin 172
— pestifer A. Nelson 177
— Potaninii Iljin 178, 181, 188
— praecox Litw. 177
— Richteri Kar. 155, 172
— rigida Pall. 174
— Roborovskyi Iljin 175, 176, 188
— Roshevitsii Iljin 172
— subcrassa M. Pop. 174
— transhyrcanica Iljin 172
— zaidamica Iljin 153, 154, 178, 180, 188
Salvinia Mich. 20
— praeauriculata Berry 18, 412
— sp. 405
Samaropsis sp. 134
Sambucus ebulus L. 24
Sanicula rubriflora F. Schmidt. 371
Sapindaceae 47, 56, 384
Sapindus defuncta Heer 408
Sapium sebiferum Roxb. 24
Sarcolatus Nees. 144
Sasa Makino et Shibata 428, 430
Saussurea DC. 267
— ambigua Kryl. 271
— Frolovii Ldb. 276
— japonica DC. 152
— papposa Turcz. 264, 279, 280
— Princei Simps. 268, 270, 281
— runcinata DC. 264, 279
— Schanginiana Fisch. 266
— Sumneviczii Serg. 271
Saxifraga L. 320—324, 326, 329, 335—339, 341, 342, 346, 353, 355—357, 364
— punctata L. 421
— melaleuca Fisch. 276
— virginiensis Michx. 339
Schizandra chinensis Baill. 371, 400
Schizonepeta Benth. 208
— annua (Pall.) Schischk. 265
— multifida Briq. 265
Schizopepon bryoniifolius Max. 371
Sciadopitys S. et Z. 48, 49, 53, 57—59, 398
Scirpus L. 24, 424
Scleroblitum Ulbrich 145
Sclerolaena Baill. 145
Scorzonera austriaca Willd. 294
— radiata Fisch. 296, 298
Scrophularia altaica Murr. 276
— incisa C. Koch. 265
Scutellaria L. 267
— altaica Juz. 276
— dependens Max. 374
— grandiflora Sims. 271, 292
— mongolica K. Sobol. 268
— ussuriensis (Rgl.) Koch 376
Sedum aizoon L. 375
— cyaneum Rud. 422
— Ewersii Ldb. 265
— pallescens Freyn. 262
— populifolium Pall. 276
— purpureum Link. 425
Sedum selskianum Rgl. et Maack. 375
Seidlitzia Bge. 158
Selaginella Aitchinsonii Hieron 284
— borealis (Kaulf.) Rupr. 283
— helvetica (L.) Link. 284, 365
— involvens Spring. 375
— sanguinolentha (L.) Spring. 365
— shakotanensis (Franch.) Miyabe et Kudo 375
— sibirica Hieron 375, 421
Senecio L. 267
— octoglossus DC. 260
— praticola Rouy 265
— Princei Simps. 268, 270, 281
— Reverdattoi K. Sobol. 271, 276, 278, 281
— Sumneviczii Schischk. et Serg. 271, 276, 278, 281
— Turczaninovii DC. 279
Senniella Aellen 145
Sequoia Endl. 16, 19—22, 25, 27, 37, 38, 57, 58, 141, 300, 325, 370, 393, 404, 410 413, 415, 427, 430, 446
— ambigua Heer 403
— brevifolia Lesq. 408
— chinensis Endo 412
— concinna Heer 403
— disticha Heer 409
— fastigiata (Sternb.) Heer 402, 404
— gigantea Lindl. et Gord. 366
— heterophylla Velenovsky 404, 414
— Langsdorfii (Brongn.) Heer 141, 300, 366, 369, 401, 404—408, 410—415, 447
— — — var. angustifolia Heer 410
— obovata Knowlt. 403
— Reichenbachii Heer 402, 403, 407
— rigida Heer 404
— sempervirens Engelm. 366
— sibirica Heer 405
— Smittiana Heer 402
— cf. spinosa Newb. 409
Sequoia Sternbergii (Goepp.) Heer 410
— subulata Heer 402
— sp. 403, 415
Sequoiadendron Buchh. 37
Sericodes A. Gray 144
Serratula marginata Tausch. 265
Seseli L. 24
Sibbaldia L. 384
Silene L. 267, 269
— chamarensis Turcz. 266—268
— graminifolia Bge. 268
— jenisseensis Willd. 264, 268
— Koreana Kom. 375
— pauciflora (Ehrh.) Pers. 268
— repens Patr. 425
— Schischkinii K. Sobol. 268
— stenophylla Ldb. 268, 421
— turgida M. B. 276
— tuvinica K. Sobol. 268
— wolgensis (Willd.) Bess. 425
Simarubaceae 197, 198, 203
Siphonostegia Benth. 208
Sisymbrium L. 210
— heteromallum C. A. M. 265
Sisyndite E. Mcy. 145
Smilacina trifolia Desf. 420

Solanum dulcamara L. 24
Sonchus dentatus Ldb. 271
Sophora L. 19, 410
— Edelsteinii Palib. 411
— elongata Baik. 405
— flavescens Ait. 149
— Schmidtiana Heer 402, 408, 409
Sorbaria Pallasii (G. Don.) A. Pojark. 422
— sorbifolia A. Br. 371, 372, 374
Sorbus L. 388, 404, 415
— commixta Hedl. 416
Spagnanium cf. stygeum Holl. 404
Sparganium L. 24, 416
Sphenolepis Schenk 35
Sphenopteris psilotoides Stockes et Webb. 403
Sphenopteris sp. 404
Sphenopterites appendiculata Heer 408
Sphenozamites rogersianus Fontaine 414
Spinacia L. 157
Spinifex L. 145
Spiraea L. 24, 33
— betulifolia Pall. 372
— dahurica Max. 278
— flexuosa Fisch. 262
— hypericifolia L. 292
— opulifolia L. 300
— pubescens Turcz. 374
— salicifolia L. 371, 372, 374
— sinkianga Chaney 24, 141
— sp. 25
Spiranthes L. G. Rich. 284, 286
— amoena (M. B.) Spreng 284, 285
— autumnalis (Balb.) L. C. Rich. 284
— sinensis (Pers.) Ames. 261, 283, 284
Spirorhynchus Kar. et Kir. 210
— sabulosus Kar. et Kir. 210
Stapelia L. 145
Staphylea L. 24
Statice aurea L. 147, 262, 278, 279
— chrysocephala Rgl. 155
— congesta Ldb. 270
— Gmelinii Willd. 260, 292
— Iljinii K. Sobol. 268, 270, 306
— Roborowskyii Ik.-Gal. 155
Stellaria L. 23
— dichotoma L. 292—294
— jacutica B. Schischk. 425
— umbellata Turcz. 259
Stellera chamaeyasme L. 152
Stenocoelium villosum (Fisch. et Mey.) Kos.-Pol. 266
Sterculia Glehniana Heer 408
Stereocaulon paschale (L.) Fr. 421
Stevenia cheiranthoides DC. 262, 291
Stilpnolepis H. Krasch. 206
Sterculiaceae 47
Stipa L. 33, 272, 273, 277, 301
— attenuata P. Smirn. 208, 421
— baicalensis Roshev. 376
— breviflora Griseb. 263
— capillata L. 292, 421
— caucasica Schmalh. 155, 263
— consanguinea Rgl. 271—273
— daghestanica (Westb.) Grossh. 272
decipiens P. Smirn. 208, 421
Stipa densiflora P. Smirn. 208
— effusa (Max.) Nakai 376
— gigantea Lag. 272, 273
— glareosa P. Smirn. 263, 287, 292, 294, 295, 301
— gobica Roshev. 263
— grandis P. Smirn. 208, 262
— holosericea Trin. 272, 273
— kirghisorum P. Smirn. 263
— Klementzii Roshev. 263
— Korshinskyi Roshev. 272
— mongolica Turcz. 376
— orientalis Trin. 147, 153, 263, 291—295, 301
— pseudocapillata Roshev. 272, 273
— Spiridonovii Roshev. 272, 273
Styrax L. 24, 416
— japonicum S. et Z. 416, 417
— obassia S. et Z. 416
Suaeda Forsk. 145, 157, 179
— acuminata (C. A. M.) Moq. 179
— altissima (L.) Pall. 179
— corniculata (C. A. M.) Bge. 180
— glauca Bge. 179, 184
— heterophylla (Kar. et Kir.) Bge. 180
— linifolia Pall. 179
— microphylla Pall. 179
— Olufsenii Pauls. 180, 188
— physophora Pall. 181
— prostrata Pall. 180
— Przewalskii Bge. 181, 188
— pterantha (Kar. et Kir.) Bge. 179
— Roborovskyi Iljin 179, 185, 188
— salsa (L.) Pall. 180
Suckleya A. Gray 144
Swertia obtusa Ldb. 288
Sympegma Bge. 183
— Regelii Bge. 154, 155, 158, 183, 188
Symplocarpus foetidus Salisb. 371
Symplocos Jacq. 24
— crataegoides Buch.-Ham. 417
Syringa L. 386

Taiwania Hayata 366, 392
Tamaricaceae 145, 198, 203
Tamarix L. 145, 199, 200, 201
— anglica Webb. 200
— elongata Ldb. 200
— florida Bge. 200
— gracilis Willd. 200
Tamarix hispida Willd. 200
— laxa Willd. 153, 200
— leptostachys Bge. 200
— Pallasii Desv. 153
— ramosissima Ldb. 200
Tanacetum L. 65, 206, 389
— achilleoides DC. 147, 206
— brachanthemoides (Winkl.) Krasch. 206
— chinense (L.) A. Gray 106
— fastigiatum Krasch. 206
— fruticulosum Ldb. 206, 265
— Komarovii Krasch. 206
— Potaninii Krasch. 206
— salicifolium Mattf. 206
— tibeticum Hook f. 88
— trifidum DC. 147
— xylorrhizun Krasch.

Taraxacum L. 267
— altaicum Schischk. 276
— czuense Schischk. 271
— glabrum (Turcz.) DC. 276
— lyratum DC. 276
Taxaceae 393
Taxiphyllum taxirameum (Mitt.) Fleisch. 367
Taxites Olrikii Heer 17, 404, 406
— tenuifolius Schmalh. 407
Taxites ussuriensis Krysht. 407.
— sp. 415
Taxodiaceae 47—49, 55, 56, 58, 409
Taxodium Rich. 10, 17, 19—22, 25, 27, 30, 37, 38, 48, 49, 52, 54—56, 60, 141, 300, 325, 363, 392, 393, 408, 410, 415, 427, 446
— distichum Rich. 48, 56, 57, 141, 363, 364, 366, 408, 410, 411, 413, 415
— — Rich. angustifolium Heer 401, 410
— — miocenum Heer 354, 363, 401, 402, 404—408, 411, 412, 414
— dubium (Sternb.) Heer 141, 401
— gracile Heer 363, 405, 411
— tinajorum Heer 141, 405, 406, 409
— sp. 141, 409
Taxodiumites Zakl. 56
Taxus L. 29, 50, 53, 55, 58, 366, 369, 415
— baccata L. 415, 416
— cuspidata S. et Z. 25, 364, 367, 370, 416
— — var. chinensis f. formosana Hayata 395
— — var. latifolia Hayata 395
Teloxis Rchb. 171
Tetracentron Oliver 17
Tetradiclis Stev. 145
Tetraena Max. 188, 190, 196—198, 211
— mongolica Max. 196, 197, 199
Tetrastigma Planch. 22
Thalictrum alpinum L. 259
— foetidum L. 292
Thalictrum cf. minus L. 23
— petaloideum L. 153
— squarrosum Steph. 262, 278
Thea L. 415
— japonica Baill. 415
Theleophyton Moq. 145
Thermopsis R. Br. 213
Thesium chinense Turcz. 375, 376
— refractum Kar. et Kir. 265
Thlaspi cochleariforme DC. 264, 289
Thuidium cymbifolium (Doz. et Molk.)
— Bryol. jav. 367
Thuites Heer 446
— Ehrenswardii Heer 408—411
— sp. 416
Thuja Tourn. 17, 392
— cretacea (Heer.) Newberry 402
— japonica Max. 24
Thujopsis S. et Z. 366
Thymus asiaticus Serg. 265, 292
— Przewalskii Kom. 376
— serpyllum L. 421
Tilia L. 18, 20, 22, 23, 48, 50, 54, 57, 377, 409, 412, 414, 415, 418, 427, 430, 432, 435—437, 445, 448
— amurensis Kom. 373
Thujopsis cordata Mill. 300
Thujopsis cf. cordata Mill. 413, 416
— japonica (Miq.) Simonkai 25
— sachalinensis Heer 408. 411
— sp. 409
Tiliaceae 47
Timouria Roshev. 208
Tofieldia cernua Sm. 421
— nutans Willd. 421
Torreya Arn. 366, 392, 397
Tournefortia sibirica L. 149
Traganum Delile 158
Tragonopsis Maire 158
Trapa L. 23, 384, 385, 415
— borealis Heer 404
— incisa S. et Z. 416
— Jokoyamai Nath. 415
— Karavajevii V. Vassil. 429
— Kozlovii Krysht. 407
— Kryshtofovichii V. Vassil. 409
— microphylla Lesq. 20, 404
— natans var. mimor Depape 414
— predincisa V. Vassil. 416
— protonatans Endo 412
— pseudopomelii V. Vassil. 407
— sibirica Fler. 429
— turkestanica Krysht. 24
Trapaceae 398
Tribulus L. 188, 190, 194
— terrestris L. 194
Trichocaulon N. E. Br. 145
Trichocereus Riccob. 224
Trichomanes parvulum Poir. 364, 367
Trichosanthes fragilis E. M. Reid 24
Trientalis europaea L. 420
Trifolium hybridum L. 260
— lupinaster L. 298
Trisetum altaicum Roshev. 266
— spicatum (L.) Richt. 259
Tristellateia Thou. 198
Trochodendraceae 17, 18
Trochodendroides (Ward) Berry 10, 12, 14, 16—18, 26, 32, 300, 402
— arcticus (Heer) Berry 402, 404—406, 409, 411, 412, 414, 415
Trollius L. 345, 346
Tsuga Carr. 20, 22, 23, 48, 52, 53, 57—59, 393, 409, 412
— diversifolia S. et Z. 25, 394
— formosana Hayata 394
— Schmidtiana Palib. 410
— sp. 300, 409, 410
Tugarinowia Iljin 208
Tulipa uniflora (L.) Bess. 262, 291
Tumion (Torreja) burejense A. Pojark. 402
— carolinianum Berry 397
— (Torreya) gracillimum Hollick 403
— gracillimum Hollick 402, 404
Tumion suspectum Hollick 403, 404
Typha latissima A. Br. 142, 407, 409

Ulmaceae 47, 49, 52, 54, 58
Ulmus L. 9, 10, 13, 21, 25, 52, 57, 325, 350, 404, 413—415, 427, 445
— appendiculata Heer 408
— Braunii Heer 408, 411
— carpinoides Goepp. 413

Ulmus Hedinii Chaney 24, 141
— japonica Sarg. 416
— laciniata (Trautv.) Mayr. 369, 371, 373
— longifolia Ung. 23, 411
— macrocarpa Hance 375
— plurinervia Ung. 406, 408, 409
— propinqua Koidz. 371
— pumila L. 141, 429
— shansiensis Chaney 142
— cf. speciosa Newb. 18, 407
— Yavorovskyi Borsuk 23
Umbelliferae 47, 54, 56, 146, 390, 398, 435
Umbilicus leucanthus Ldb. 294
Urtica Tourn. 416

Vacciniaceae 389, 400
Vaccinium L. 29
— microphyllum Reinw. 448
— myrtillus L. 420, 448
— praeatrococcum Baik. 405
— reticulatum Sm. 406
— uliginosum L. 29, 31, 419, 424
— vitis idaea L. 31, 419, 424, 448
Valeriana officinalis L. 24
Verbenaceae 216
Verengevillea 216
Veronica incana L. 292, 293, 421, 425
— Krylovii Schischk. 283
— olgensis Kom. 374
— paniculata L. 152
— pinnata L. 292
— pseudolongifolia H. Printz 268, 270
— spicata L. 296
— teucrium L. 260, 282, 283
Vesicarpa Pol. 206
Viburnum L. 12, 16, 18, 300, 393, 410
— beringianum P. Kropotk. et E. Schatal. 404
— anadyrensis P. Kropotk. et E. Schatal. 404
— Lesquereuxii Ward. var. longifolium Ward. 402
— multinerve Heer 402
— Nordenskjoldii Heer 402, 406, 412
— Schmidtianum Heer 402
— speciosum Knowlt. 412
— tiutihoense Krysht. 402
— sp. 402
Vicia cracca L. 296
— multicaulis Ldb. 425
— unijuga A. Br. 261
Viola dactyloides Roem. et Schult. 306
— orientalis W. Beck. 375
— uliginosa Besa. 23
Viscainoa Greene 144
Vitiphyllum cf. Naumannii Nath. 411
Vitis L. 19, 24, 445
— amurensis Rupr. 371
— cf. arctica Heer 402
— Bruneri Ward. 415
— Nathorstii Krysht. 21, 413
— Olrickii Heer 405
— sachalinensis Krysht. 408
Vitis venusta Hollick 404
— sp. 416

Warionia Benth. et Coss. 146
Weinmannia L. 29
Welwitschia Hook. f. 56, 57
Winteranaceae 203
Wistaria Nutt. 416
— floribunda DC. 416
Woodsia glabella R. Br. 422
— ilvensis R. Br. 375
Woodwardia Sw. 17, 415
— cf. Maxonii Knowlt. 414
Woodwardites arcticus Heer 405

Xanthorrhoea Sm. 144
Xanthorrhoeaceae 145
Xylosma Forst. 12

Zamiopteris glossopteroides Schmalh. 134
Zamites A. Br. 35
Zelkova Spach. 9, 13, 20, 22, 24, 25, 369, 413, 415, 416, 445
— acuminata Planch. 414
— crenata Spach. 379
— Keaki Sieb. 21, 411, 413
— Ungeri (Kov.) Ett. 18, 21, 24, 407, 408, 410—412, 415
Zingiberites sp. 408
— sachalinensis Krysht. 19, 408
Zizyphus Adans. 18, 21—23, 32, 403
— matutina Krysht. 18, 405
— minuta Krysht. 18
— rarytkinensis P. Kropotk. et Schatal. 404
— tiliaefolia (Ung.) Heer 413
— sp. 411
Zygadenus sibiricus L. 260, 288, 289, 298, 303
Zygophyllaceae 47, 48, 54, 144—146, 188, 190, 196, 198, 203, 211
Zygophyllum L. 145, 188, 190, 194, 196, 275
— brachypterum Kar. et Kir. 194
— bucharicum B. Fedtsch. 195
— cuspidatum Boriss. 195
— dumosum Boriss. 195
— fabago L. 194
— — — ssp. dolichocarpum M. Pop. 194
— ferganense (Drob.) Boriss. 195, 196
— gobicum Max. 195, 264, 275
— kashgaricum Boriss. 195, 196
— latialatum Englb. 196
— Lehmannianum Bge. 195
— macropodium Boriss. 194
— melongena Bge. 195, 264, 271, 274, 302
— microcarpum Licht. 196
— morgsana L. 196
— mucronatum Max. 195
— obliquum M. Pop. 194
— oxycarpum M. Pop. 195
— Potaninii Max. 195
— Przewalskii M. Pop. 155
— pterocarpum Bge. 195
— Rosovii Bge. 194
— xanthoxylon Max. 149, 152, 155, 195—197, 218
Zizyphus hyperboreus Heer 402
— tiliaefolia (Ung.) Heer 18

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие 5

А. Н. Криштофович. Происхождение флоры ангарской суши . 7

Е. Д. Заклинская. Типы спорово-пыльцевых спектров палеогеновых отложений различных физико-географических провинций 42

И. М. Крашенинников. Роль и значение ангарского флористического центра в филогенетическом развитии основных евразийских групп полыней подрода *Euartemisia* 64

М. М. Ильин. Флора пустынь Центральной Азии, ее происхождение и этапы развития 129

Ан. А. Федоров. О флористических связях Восточной Азии с Кавказом (на примере изучения рода *Pyrus* L. s. str.) . . 230

К. А. Соболевская. Основные моменты истории формирования флоры и растительности Тувы с третичного времени 249

А. И. Толмачев. О происхождении некоторых основных элементов высокогорных флор Северного полушария 316

В. Н. Васильев. Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири 361

Указатель латинских названий растений . 458

МАТЕРИАЛЫ ПО ИСТОРИИ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ СССР, ВЫПУСК III

Утверждено к печати Ботаническим институтом имени В. Л. Комарова Академии наук СССР

*

Редактор Издательства *А. М. Семенова-Тяньшаньская*
Технический редактор *Р. С. Певзнер*
Корректоры *Н. А. Браиловская, Н. Г. Гилинская* и *А. А. Смольевский*

Сдано в набор 18/XII 1956 г. Подписано к печати 31/VII 1958 г. РИСО АН СССР № 11-2 Р. Формат бумаги 70×108/16. Бум. л. 15. Печ. л. 30=41,1 усл. печ. л.+2 вкл. Уч.-изд. л. 42.2+2 вкл. (0.07). Изд. № 981. Тип. зак. № 366. М-26137. Тираж 2200.
Цена 31 р. 65 к.

Ленинградское отделение Издательства Академии наук СССР
Ленинград, В-[illegible] В. О., Менделеевская лин., д. 1

Тип. Издательства Академии наук СССР
Ленинград, В-34, В. О., 9 линия, д. 12